

Génétique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) ¹

par

Jean-Daniel GRAF *

Avec 6 figures et 17 tableaux

ABSTRACT

Biochemical genetics, zoogeography and taxonomy in the family Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). — We have examined genetic variation at 19 to 25 loci coding for enzymes and nonenzymatic proteins in 60 populations belonging to 24 species (8 genera) of the family Arvicolidae. The purpose of this study was to estimate the level of genetic differentiation associated with various stages of evolutionary divergence.

1. Intraspecific variation was studied in four species: *Microtus arvalis*, *Microtus multiplex*, *Chionomys nivalis* and *Arvicola terrestris*. The genetic distance (calculated according to Nei's formula) between different populations of the same subspecies ranges from 0,00 to 0,08, with a mean of 0,013, whereas between subspecies it ranges from 0,01 to 0,18 (mean: 0,064). The geographic isolation of populations is generally accompanied by an increase of the amount of genetic differentiation.

2. For intrageneric comparisons (within the genera *Microtus*, *Arvicola* and *Clethrionomys*), interspecific coefficients of genetic distance range from 0,03 to 0,64 (\bar{D} 0,267). Mean genetic distance between genera of the same tribe is 0,601. It is 0,751 for comparisons between different tribes.

3. The genetic distances associated with the various taxonomic categories, in the family Arvicolidae, are quite low in comparison with the values found in other classes (insects, fishes, amphibians). On the other hand, they are quite close to the values found for other rodents (*Peromyscus*, *Thomomys*, *Spalax*).

¹ Travail de thèse à l'Université de Lausanne. Le texte original peut être obtenu au Service des thèses de la Bibliothèque cantonale et universitaire, Place de la Riponne, CH-1005 Lausanne. Ce travail a bénéficié du subside 3.644-0.75 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

* Institut de zoologie et d'écologie animale de l'Université de Lausanne, Place du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne, Suisse.

The Arvicolidae seem to be characterized by a relatively rapid morphological and chromosomal evolution as compared to their molecular evolution.

4. The genetic distances between the 24 species compared were used to construct a dendrogram. This classification is, as a whole, in good agreement with the systematic relationships within the family.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	751
MATÉRIEL ET MÉTHODES	752
RÉSULTATS ET DISCUSSION	756
1. VARIATIONS INTRASPÉCIFIQUES	756
1.1. <i>Microtus arvalis</i>	756
1.2. <i>Microtus (Pitymys) multiplex</i>	759
1.3. <i>Chionomys nivalis</i>	760
1.4. <i>Arvicola terrestris</i>	764
1.5. Autres espèces	768
1.5.1. <i>Microtus agrestis</i>	
1.5.2. <i>Microtus mariae</i>	
1.5.3. <i>Arvicola sapidae</i>	
1.6. Synthèse	770
1.6.1. Variabilité génétique	
1.6.2. Variations intraspécifiques et zoogéographie	
2. VARIATIONS INTERSPÉCIFIQUES	774
2.1. Variations intragénériques	774
2.1.1. <i>Microtus</i>	
2.1.2. <i>Arvicola</i>	
2.1.3. <i>Clethrionomys</i>	
2.2. Variations intergénériques	777
2.2.1. Tribu des Microtini	
2.2.2. Tribu des Lemmini	
2.2.3. Comparaisons entre genres et entre tribus	
3. TAXONOMIE	778
3.1. Différenciation génétique entre populations locales	778
3.2. Différenciation génétique entre sous-espèces	778
3.2.1. Sous-espèces morphologiques	
3.2.2. Formes chromosomiques	
3.3. Différenciation génétique entre espèces d'un même genre	781
3.4. Différenciation génétique entre genres et entre tribus	782
3.5. Synthèse	782
REMERCIEMENTS	783
RÉSUMÉ	784
BIBLIOGRAPHIE	784

INTRODUCTION

L'évolution, à son niveau élémentaire, peut être définie comme une transformation graduelle de la composition génétique des populations. Une des étapes fondamentales de ce processus est la spéciation, qui érige des barrières d'isolement reproductif entre des populations ayant partagé un même pool génétique, les transformant en unités évolutives indépendantes. Ces nouvelles unités, ou espèces, continueront de diverger génétiquement les unes des autres en proportion des mutations différentes qu'elles incorporeront dans leurs pools génétiques respectifs.

L'avènement de la génétique biochimique, et en particulier le développement de la technique d'électrophorèse des protéines, ont permis de quantifier la variabilité génétique entre les populations et à l'intérieur de celles-ci (LEWONTIN & HUBBY 1966). L'étude du processus de spéciation était ainsi plus directement accessible à la génétique des populations. Les premiers travaux portant sur des populations naturelles ont révélé un degré de polymorphisme bien supérieur à ce que l'on attendait (LEWONTIN & HUBBY 1966). Ils ont aussi montré que le degré de différenciation génétique entre des espèces proches (HUBBY & THROCKMORTON 1968) ou entre des sous-espèces (SELANDER *et al.* 1969) était appréciable, voire très élevé. Il est alors apparu assez clairement que la spéciation, génétiquement parlant, résultait de la transformation du polymorphisme existant à l'intérieur des populations en variation entre populations (LEWONTIN 1967). Cette continuité de la variation, de la population à l'espèce, a été démontrée par AYALA *et al.* (1974) dans le genre *Drosophila*. S'appuyant sur l'analyse de la composition génétique d'un grand nombre de populations appartenant à plusieurs espèces, semi-espèces et sous-espèces du groupe *Drosophila willistoni*, AYALA propose un « paradigme de la spéciation » qui se révèle être conforme au modèle géographique de MAYR (1963). Ce paradigme décrit cinq degrés successifs de divergence évolutive. Le premier degré, celui des populations locales d'un même taxon, est caractérisé par une différenciation génétique quasi nulle. Le deuxième niveau correspond à des populations allopatriques qui, du fait d'un isolement géographique prolongé, ont divergé génétiquement au point de présenter les premiers signes d'un isolement reproductif; c'est le stade de la sous-espèce. Vient ensuite le stade de la semi-espèce, caractérisé par le développement d'un isolement sexuel (mécanismes prézygotiques) et la possibilité d'une coexistence sympatrique. Le quatrième niveau correspond à la notion d'espèces jumelles: en dépit d'une grande ressemblance morphologique, la différenciation génétique est importante, et l'isolement reproductif est total. Le cinquième degré est marqué par l'acquisition de différences morphologiques. La spéciation étant achevée, les espèces pourront continuer de diverger génétiquement.

Les travaux de HEDGECOCK & AYALA (1974), AVISE & SMITH (1977) et ZIMMERMAN *et al.* (1978) ont montré que ce modèle était applicable à des représentants de classes très différentes (Amphibiens, Poissons et Mammifères). De plus, ils ont révélé, à l'intérieur de chacun des groupes systématiques étudiés, une bonne corrélation entre le niveau taxonomique et la « distance génétique » séparant deux populations, et ceci pour des comparaisons intraspécifiques, interspécifiques et intergénériques. Ainsi, les classifications basées sur les seuls caractères biochimiques concordent relativement bien avec les vues des systématiciens, au point que la technique d'électrophorèse des protéines peut être considérée comme complémentaire aux méthodes classiques de la taxonomie et de la systématique.

La famille des Arvicolidae est un groupe de Rongeurs d'origine récente. Au cours du Pléistocène, ses représentants ont colonisé toute la zone holarctique, montrant une évolution morphologique particulièrement rapide (CHALINE & MEIN 1979), associée

à un taux de spéciation très élevé: le genre *Microtus*, apparu il y a un million d'années, compte plus de 50 espèces. MATTHEY (1957) a montré que cette évolution s'était accompagnée de nombreux remaniements chromosomiques. Actuellement encore, plusieurs espèces et groupes d'espèces sont engagés dans un processus de diversification, qui se traduit par des variations chromosomiques ou morphologiques souvent localisées géographiquement. L'espèce *Microtus (Pitymys) multiplex*, par exemple, comprend plusieurs formes chromosomiques, et trois sous-espèces. Le campagnol des neiges, *Chionomys nivalis*, se distingue par une aire de répartition très morcelée, consistant en de nombreux isolats élevés généralement au rang de sous-espèces. Doit-on considérer toutes ces formes locales comme représentatives de stades intermédiaires du processus de spéciation? Quelle est l'influence de l'isolement géographique sur la différenciation génétique des populations?

Pour répondre à ces questions, nous disposons d'une méthode, l'électrophorèse des protéines, et d'un modèle, le paradigme de la spéciation développé par AYALA *et al.* (1974).

La seconde partie de ce travail consistera à estimer les relations de parenté génétique entre 24 espèces de la famille des Arvicolidae. Les résultats seront comparés à la classification des Arvicolidae, dans le but de tester la correspondance, mise en évidence dans d'autres groupes systématiques, entre distance génétique et niveau taxonomique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données relatives au matériel étudié figurent dans le tableau 1. Les animaux ont été capturés par nos soins, à l'aide de trappes Sherman ou Longworth, ou nous ont été fournis par des collègues. Les différents échantillons de populations n'ont pas été récoltés à la même période de l'année. Dans certains cas (*M. arvalis*, *M. multiplex*, *Ch. nivalis*), les prélèvements de deux années successives ont été cumulés, leurs fréquences alléliques ne présentant pas de différences significatives. Les populations utilisées pour les comparaisons intraspécifiques, et représentées par plus de trois individus, ont été échantillonnées de façon à réduire la probabilité de capturer des animaux appartenant à un même groupe familial (prélèvement en plusieurs points éloignés les uns des autres, dans un rayon de 500 m à 5 km). La détermination des spécimens a été effectuée sur la base de la forme extérieure, de la morphologie crânienne et dentaire, et, dans certains cas, du caryotype. La classification et la nomenclature adoptées sont celles de GROMOV & POLIAKOV (1977).

Les animaux ont été anesthésiés à l'éther. Le plasma et divers organes (foie, rein, cœur) ont été prélevés selon la méthode décrite par SELANDER *et al.* (1971) et conservés à -30°C . ou dans l'azote liquide, jusqu'au moment de l'électrophorèse. Les organes ont alors été homogénéisés dans 9 volumes de tampon tris-HCl (0,1 M; pH 8,0) à l'aide d'un broyeur de verre rôdé. Les homogénats ont été centrifugés à 18000 g pendant 15 minutes à la température de 4°C . Les séparations ont été réalisées par électrophorèse verticale sur gel d'amidon (instrument Buchler, Fort Lee, N. J., U.S.A.). Les gels ont été préparés selon la méthode décrite par BREWER (1970), en utilisant de l'amidon hydrolysé Connaught (Ontario, Canada) à la concentration de 13%. Les systèmes tampon et les méthodes de coloration utilisés ont été décrits dans un précédent article (GRAF & MEYLAN, 1980). Il faut cependant leur ajouter les deux recettes suivantes:

Leucine aminopeptidase (LAP). Plasma. Système utilisé: hydroxyde de lithium. Coloration: 50 ml $\text{K}_2\text{HPO}_4/\text{KH}_2\text{PO}_4$ 0,1M (pH 7,0), 20 mg L-leucyl- β -naphthylamide, 0,5 ml MgCl_2 0,2M, 20 mg Fast Black K.

TABLEAU 1.

Liste du matériel étudié (la classification adoptée est celle de GROMOV & POLIAKOV, 1977).

Lorsque les animaux analysés proviennent d'un élevage, la localité d'origine de la colonie d'élevage est indiquée entre parenthèses.

TRIBU Espèce	Nombre d'individus	Localité
CLETHRIONOMYINI		
<i>Clethrionomys glareolus</i>	5	Bassins, Vaud, SUISSE
	5	Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	2	Inari, Laponie, FINLANDE
DICROSTONYCHINI		
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	4	(Churchill, Manitoba, CANADA)
LEMMINI		
<i>Lemmus lemmus</i>	2	(Kilpisjärvi, Laponie, FINLANDE)
<i>Synaptomys cooperi</i>	1	Lawrence, Kansas, U.S.A.
MICROTINI		
<i>Phenacomys longicaudus</i>	2	(Jenner, Californie, U.S.A.)
<i>Arvicola sapidus</i>	4	Goudargues, Gard, FRANCE
	2	Candelario, Salamanca, ESPAGNE
<i>Arvicola terrestris</i>	1	Mikkeli, FINLANDE
	1	Podersdorf, Burgenland, AUTRICHE
	9	Sceut, Jura, SUISSE
	8	Nyon, Vaud, SUISSE
	4	Pralognan-la-Vanoise, Savoie, FRANCE
	6	Gudo, Tessin, SUISSE
	4	Opi, Aquila, ITALIE
<i>Microtus agrestis</i>	7	Chevilly, Vaud, SUISSE
	6	Oulens, Vaud, SUISSE
	5	Vufflens, Vaud, SUISSE
	3	Sion, Valais, SUISSE
	3	Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE
<i>Microtus arvalis</i>	3	Neusiedlersee, Burgenland, AUTRICHE
	18	Fionnay, Valais, SUISSE
	12	Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE
	7	Diesse, Berne, SUISSE
	5	Vufflens, Vaud, SUISSE
	4	Lyon, Rhône, FRANCE
	2	Sorpe, Lerida, ESPAGNE
	7	Albaracin, Teruel, ESPAGNE
<i>Microtus californicus</i>	4	(Sea Ranch, Mendocino Co., Cal., U.S.A.)
<i>Microtus guentheri</i>	4	(Tel Aviv, ISRAEL)
<i>Microtus longicaudus</i>	4	Sagehen Creek, Nevada Co., Cal., U.S.A.
<i>Microtus montanus</i>	4	Sagehen Creek, Nevada Co., Cal., U.S.A.
<i>Microtus oeconomus</i>	2	Ile de Texel, PAYS-BAS
<i>Microtus townsendi</i>	3	Lopez Island, Washington, U.S.A.
<i>M. (Pedomys) ochrogaster</i>	2	(Lawrence, Kansas, U.S.A.)

TABLEAU 1 (suite)

TRIBU Espèce	Nombre d'individus	Localité
MICROTINI (suite)		
<i>M. (Pitymys) duodecimcostatus</i>	6	Goudargues, Gard, FRANCE
<i>M. (Pitymys) mariae</i>	8	Candelario, Salamanca, ESPAGNE
	6	Piedrahita, Avila, ESPAGNE
<i>M. (Pitymys) multiplex</i>	12	Fivizzano, Massa, ITALIE
	12	Varenzo, Tessin, SUISSE
	13	Zermatt, Valais, SUISSE
	2	Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE
	2	Montgenèvre, Hautes Alpes, FRANCE
	12	La Chapelle-en-Vercors, Drôme, FRANCE
<i>M. (Pitymys) pinetorum</i>	3	(Lawrence, Kansas, U.S.A.)
<i>M. (Pitymys) savii</i>	3	Pisa, ITALIE
<i>M. (Pitymys) subterraneus</i>	4	(Champéry, Valais, SUISSE)
<i>Chionomys nivalis</i>	11	Zermatt, Valais, SUISSE
	32	Fionnay, Valais, SUISSE
	10	Bourg-St-Pierre, Valais, SUISSE
	5	Pont-de-Nant, Vaud, SUISSE
	5	Col de Jaman, Vaud, SUISSE
	1	Pralognan-la-Vanoise, Savoie, FRANCE
	2	Col de La Cayolle, H. Alpes, FRANCE
	4	Col de Turini, Alpes Maritimes, FRANCE
	4	Gran Sasso, Aquila, ITALIE
	6	Châteaubourg, Ardèche, FRANCE
	1	Meyrueis, Lozère, FRANCE
	3	Font-Romeu, Pyrénées-Or., FRANCE
	6	Sorpe, Lerida, ESPAGNE
	5	Sierra Nevada, Granada, ESPAGNE

Transferrine (TF). Plasma. Système utilisé: hydroxyde de lithium (SELANDER *et al.* 1971). Coloration (selon ROGERS 1973): une part de citrate de fer ammoniacal (0,3% dans tris 0,005M) est ajoutée à 2 parts de plasma, puis 3 parts de rivanol (1,2% dans tris 0,005M) sont ajoutées à ce mélange. Le tout est centrifugé à 18000 g pendant 15 minutes, et le surnageant est ensuite soumis à l'électrophorèse. Le gel est coloré par immersion dans une solution d'Amidoblack 10 B (1% dans acide acétique 7%) pendant 30 minutes, puis différencié dans de l'acide acétique à 7%.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans tous les échantillons, et ont servi de base aux comparaisons interspécifiques (Aat-1, Aat-2, Ak, Ck-1, Ck-2, α -Gpd, Idh-1, Idh-2, Ipo-1, Ipo-2, Ldh-1, Ldh-2, Mdh-1, Mdh-2, 6-Pgd, Pgi, Pgm, Sdh, Tf). Pour les comparaisons intraspécifiques, de 19 à 25 loci ont été considérés, en fonction des possibilités techniques.

INTERPRÉTATION GÉNÉTIQUE DES RÉSULTATS

La technique utilisée permet de comparer, sur un même gel, les extraits de 10 ou 15 animaux différents. Les bandes apparaissant sur le gel après une coloration spéci-

fique sont considérées comme les produits de gènes homologues (une bande — un gène). Certaines colorations révèlent, chez tous les individus, deux ou plusieurs bandes (isozymes), qui sont interprétées comme étant l'expression de deux ou de plusieurs loci, par analogie avec les données de la littérature (SELANDER *et al.* 1971; HARRIS 1975; MASTERS & HOLMES 1975). Les bandes produites par un même locus et montrant, sur un même gel, une différence de mobilité « appréciable » (de l'ordre du millimètre) et reproductible sont considérées comme les produits d'allèles différents. Les individus homozygotes à un locus se caractérisent par un phénotype à une bande, alors que les hétérozygotes présentent deux ou plusieurs bandes, selon la structure quaternaire de la protéine en question. Il faut cependant relever que l'électrophorèse ne permet de détecter qu'une fraction des mutations affectant la structure des protéines. La présence d'une seule bande électrophorétique n'implique donc pas obligatoirement un état homozygote.

De nombreux travaux ont démontré la transmission mendélienne de caractères électrophorétiques, en particulier chez la souris (*Mus musculus*). En ce qui concerne les Arvicolidae, on peut citer les travaux de BOWEN & YANG (1978), ENGEL *et al.* (1970), GAINES & KREBS (1971) et MAURER (1967). Nous avons admis que le contrôle génétique des caractères s'exerçait de la même manière chez les espèces que nous avons étudiées.

TRAITEMENT MATHÉMATIQUE DES RÉSULTATS

A. Hétérozygotie et distance génétique

L'hétérozygotie (H), ou proportion moyenne de loci hétérozygotes par individu, apparaît comme la mesure la plus appropriée de la variation génétique à l'intérieur des populations (DOBZHANSKI *et al.* 1977). Pour estimer H, nous avons utilisé la formule de NEI (1978), qui est particulièrement adaptée à l'analyse de petits échantillons.

Le degré de différenciation des populations comparées peut être mesuré par la distance génétique (D), estimée à partir des fréquences alléliques observées aux différents loci. NEI (1978) a proposé une méthode d'estimation « non biaisée » de D, que nous avons suivie dans le présent travail.

Pour toutes les populations étudiées et pour toutes les comparaisons effectuées, les valeurs de H et de D ont été calculées à l'aide d'un ordinateur CDC Cyber 7328 et du programme AHGD réalisé par A. K. Roychoudhury et Y. Tateno, dont une copie nous a été transmise par M. Nei.

Pour les comparaisons intraspécifiques, seules les valeurs obtenues sur la base d'échantillons de quatre individus au moins ont été retenues pour le calcul des moyennes, la construction des dendrogrammes et la discussion. En revanche, lors des comparaisons interspécifiques, nous avons parfois pris en considération des valeurs de D établies à partir de deux ou même d'un seul individu, ce qui se justifie dans la mesure où l'hétérozygotie n'est pas trop élevée ($< 0,06$) et la distance génétique est assez grande, c'est-à-dire supérieure à 0,15 (NEI 1978). Dans ces conditions, en effet, l'erreur relative sur l'estimation de D n'est pas très importante (NEI 1978).

B. Représentation graphique des résultats

Les résultats se présentent sous la forme de matrices de distance, qui contiennent l'information relative aux relations de parenté génétique à l'intérieur des groupes. Pour rendre plus aisé la compréhension globale des matrices, nous les avons interprétées graphiquement selon une méthode de classification hiérarchique. Ces représentations, ou « dendrogrammes », ont été obtenues à l'aide du programme CLUSTAN 1 C, réalisé

par David Wishart¹, en utilisant la méthode *AVERAGE (PROCEDURE HIERARCHY)*, qui correspond à la méthode *UPGMA* (moyennes arithmétiques) de SOKAL & SNEATH (1963).

Il est clair que le dendrogramme ne représente qu'une interprétation simplifiée de la matrice originale, interprétation qui peut s'accompagner de distorsions plus ou moins graves. Par conséquent, il ne doit pas être considéré comme l'expression ultime de nos résultats, mais plutôt comme une indication des groupements les plus probables.

La fidélité d'un dendrogramme à la matrice originale peut cependant être mesurée par le « coefficient de corrélation cophénétique » (SOKAL et SNEATH 1963), qui n'est autre qu'un coefficient de Pearson calculé entre les distances originales (*D*) et les valeurs transformées par la méthode de groupement utilisée. Le dendrogramme sera d'autant plus fidèle que le coefficient de corrélation sera proche de l'unité.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. VARIATIONS INTRASPÉCIFIQUES

Nos recherches ont porté principalement sur quatre espèces (*Microtus arvalis*, *M. multiplex*, *Chionomys nivalis* et *Arvicola terrestris*), qui présentent toutes un intérêt particulier en raison de leur subdivision en populations géographiquement isolées, en races chromosomiques ou en sous-espèces bien différenciées. Quelques populations locales appartenant à d'autres espèces (*M. agrestis*, *M. mariae*, *A. sapidus*) ont aussi été comparées, dans le seul but d'obtenir une information supplémentaire sur l'amplitude de la variabilité intraspécifique.

1.1. *Microtus arvalis*

M. arvalis est une espèce de steppe continentale, dont la répartition européenne actuelle est liée à l'extension de la steppe cultivée (SPITZ 1977). Il est vraisemblable, comme l'indique KRATOCHVIL (1959), que l'invasion récente de l'Europe se soit réalisée à partir de plusieurs refuges würmiens. Il est possible aussi que des isolats post-würmiens se soient constitués dans plusieurs massifs montagneux au niveau des pelouses ou des steppes d'altitude, *M. arvalis* n'étant pas une espèce forestière. Dans tous les cas, il apparaît clairement que la répartition actuelle de l'espèce en Europe résulte d'un phénomène relativement récent (post-würmien), et que l'extension de la steppe cultivée a supprimé les barrières géographiques qui ont pu séparer anciennement les différents groupes de populations.

Près de 50 sous-espèces ont été décrites (CORBET 1978), souvent sur des bases très fragiles. Il faut cependant relever que certaines formes marginales montrent une différenciation morphologique assez prononcée. Ainsi, les sous-espèces *asturianus* (Espagne) et *orcadensis* (Iles Orcades) se caractérisent par une plus grande taille, alors que la sous-espèce alpine *incertus* se distingue par des traits d'adaptation à la vie fouisseuse affectant la morphologie externe aussi bien que les caractères crâniens (MILLER 1912).

¹ Computer Center, University College, London (1975).

TABLEAU 2.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 8 populations de Microtus arvalis.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus). Elles ne sont prises en considération ni dans la discussion, ni dans le calcul de la moyenne.

Locus	Localité	1	2	3	4	5	6	7	8
	N. génomes analysés Allèle	Neusied- lersee 6	Fionnay 36	Bourg- St-Pierre 24	Diesse 14	Vufflens 10	Lyon 8	Sorpe 4	Albaracin 14
Aat-1	70	1.00	1.00	1.00	1.00	0.90	1.00	1.00	1.00
	62	—	—	—	—	0.10	—	—	—
Aat-2	-100	1.00	—	0.12	0.64	0.60	0.62	—	1.00
	-87	—	1.00	0.88	0.36	0.40	0.38	1.00	—
Idh-1	104	—	0.03	0.04	—	—	—	—	—
	94	—	0.06	—	—	—	—	—	—
	80	1.00	0.88	0.96	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	64	—	0.03	—	—	—	—	—	—
Ak	100	1.00	1.00	1.00	1.00	0.90	1.00	1.00	1.00
	90	—	—	—	—	0.10	—	—	—
Ldh-2	526	—	—	—	—	—	—	—	0.43
	100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.57
6-Pgd	116	0.17	—	—	—	—	—	—	—
	104	—	0.11	—	—	—	—	—	—
	100	0.33	—	—	—	—	—	—	—
	65	0.50	0.89	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Pgi	92	—	0.05	—	—	0.30	—	—	0.14
	62	1.00	0.95	1.00	1.00	0.70	1.00	1.00	0.86
Sdh	-110	—	0.36	0.33	0.07	—	—	0.50	—
	-106	0.50	—	—	—	—	—	—	—
	-100	0.50	0.53	0.67	0.93	1.00	1.00	0.50	1.00
	-55	—	0.11	—	—	—	—	—	—
H (hétérozygotie)	(0.070)	0.059	0.043	0.033	0.074	0.028	(0.035)	0.041	

1.1.1. *Polymorphisme biochimique*

Les variations de 19 loci ont été analysées dans 8 populations; 8 loci se sont révélés polymorphes. Les fréquences alléliques sont données dans le tableau 2.

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 4,6% (étendue 3,3%-7,4%), ce qui est proche de la valeur moyenne de 3,6% (écart-type 2,4%) donnée par NEVO (1978a) pour les Mammifères.

1.1.2. *Variations géographiques*

Les populations alpines (2 et 3), représentant la sous-espèce *incertus*, se caractérisent par les variations d'Idh-1 et de Sdh, et par la fréquence élevée de l'allèle Aat-z⁸⁷, qui semble même être fixé dans la population 2.

La population 5 est caractérisée par la présence des allèles Aat-1⁶² et Ak⁹⁰, portés par le même individu à l'état hétérozygote (Aat-1⁶²/Aat-1⁷⁰; Ak⁹⁰/Ak¹⁰⁰). Or l'allèle Aat-1⁶² est caractéristique de *M. agrestis*, alors que Ak⁹⁰ a été trouvé chez tous les *Microtus* examinés, à l'exception d'*arvalis*. La présence de ces deux allèles chez un même individu est-elle le résultat d'une introgression entre *M. arvalis* et *M. agrestis*? Cela paraît difficile à concevoir, les caryotypes de ces deux espèces étant très dissemblables. Il faut cependant relever la présence sympatrique (et même syntopique) des deux espèces dans la localité 5.

La population d'Albaracin (8), représentant la sous-espèce *asturianus*, se distingue par la présence de l'allèle Ldh-2⁵²⁶, qui n'a été trouvé dans aucune autre localité.

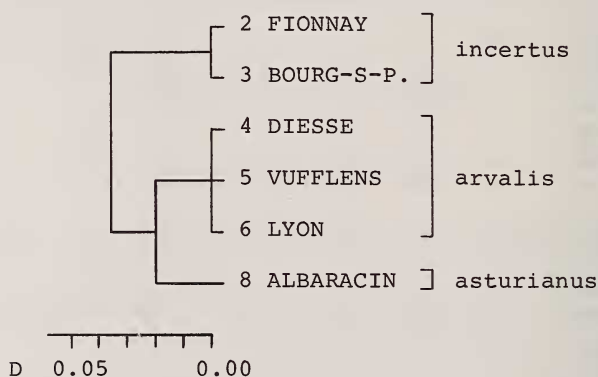


FIG. 1.

Microtus arvalis : dendrogramme dérivé du tableau 3 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétique vaut 0,71.

1.1.3. Analyse quantitative et taxonomie

La distance génétique entre les différentes populations varie de 0,00 à 0,08 (tableau 3).

Un dendrogramme (fig. 1) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

Une première dichotomie ($D \simeq 0,04$) sépare le groupe alpin (2 et 3) des autres populations. Sur le plan systématique, les populations 2 et 3 appartiennent à la sous-espèce *incertus*, qui est relativement bien différenciée morphologiquement des autres *M. arvalis* : les yeux (et les cristallins) sont plus petits (LE LOUARN *et al.* 1970), alors que le crâne présente un aspect « fousseur » caractéristique, marqué par la proéminence des incisives et par l'aplatissement de la boîte crânienne (MILLER 1912). Cependant, les sous-espèces *arvalis* et *incertus* s'hybrident facilement en captivité, et leurs descendants sont fertiles (LE LOUARN *et al.* 1970; GRAF, résultats non publiés).

La population 8, représentant *M. arvalis asturianus*, est assez proche des populations 4, 5 et 6, qui appartiennent à la sous-espèce *arvalis*. Morphologiquement, la sous-espèce *asturianus* se distingue d'*arvalis* par une plus grande taille (MILLER 1912). Elle occupe les massifs montagneux du centre et du nord de l'Espagne.

TABLEAU 3.

Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 8 populations de *Microtus arvalis*.

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

	1	2	3	4	5	6	7
1. Neusiedlersee							
2. Fionnay	(0.07)						
3. Bourg-St-Pierre	(0.06)	0.00					
4. Diesse	(0.02)	0.03	0.02				
5. Vufflens	(0.03)	0.03	0.02	0.00			
6. Lyon	(0.02)	0.03	0.02	0.00	0.00		
7. Sorpe	(0.07)	(0.00)	(0.00)	(0.03)	(0.03)	(0.03)	
8. Albaracin	(0.03)	0.08	0.06	0.02	0.02	0.02	(0.08)

En conclusion, la valeur moyenne de D est de 0,00 pour les comparaisons à l'intérieur des sous-espèces et de 0,036 entre les sous-espèces. Le degré de différenciation génétique des sous-espèces étudiées est donc bien inférieur aux valeurs trouvées dans d'autres classes (Insectes, Poissons, Amphibiens) et même chez d'autres Rongeurs (*Mus musculus*, par exemple), qui sont généralement comprises entre 0,1 et 0,3 (AYALA 1975).

1.2. *Microtus (Pitymys) multiplex*

M. multiplex occupe les prairies, pâturages et forêts ouvertes (mélézins) du versant sud des Alpes et de la partie nord de l'Apennin. Sa sous-espèce *fatiosi* est endémique de la vallée de Zermatt, qui est une des rares stations du versant nord des Alpes où l'on ait trouvé *M. multiplex*. Il s'agit d'ailleurs d'un isolat géographique. Quant à la sous-espèce *druentius*, elle occupe la partie sud-ouest de l'arc alpin, son aire de répartition s'étendant jusqu'à la vallée du Rhône (BROSSET & HEIM DE BALSAC 1967).

D'autre part, *M. multiplex* se caractérise par un polymorphisme chromosomique à caractère géographique (GRAF et MEYLAN 1980): une population de l'Apennin toscan (Fivizzano) présente un nombre diploïde réduit ($2N=46$, remplaçant la formule classique à $2N=48$), alors que la population marginale du Vercors se distingue par une inversion péricentrique affectant le chromosome X. Des représentants des trois formes ont pu être hybridés en captivité (GRAF & MEYLAN 1980).

Le degré de différenciation génétique entre 6 populations de cette espèce a été estimé sur la base d'une étude comparative de 25 loci, dont 9 se sont révélés polymorphes. Les résultats ont déjà été publiés et discutés dans un précédent article (GRAF & MEYLAN 1980). Nous ne donnerons par conséquent que la matrice de distance (tableau 4) et le dendrogramme (fig. 2), ces résultats étant utilisés pour le calcul des moyennes et la discussion générale.

TABLEAU 4.

Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 6 populations de Microtus multiplex.

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.

	1	2	3	4	5	6
1. Fivizzano						
2. Varenzo	0.01					
3. Zermatt	0.06	0.06				
4. Bourg-St-Pierre	(0.03)	(0.02)	(0.04)			
5. Montgenèvre	(0.03)	(0.03)	(0.03)	(0.03)		
6. Vercors	0.09	0.10	0.18	(0.15)	(0.15)	

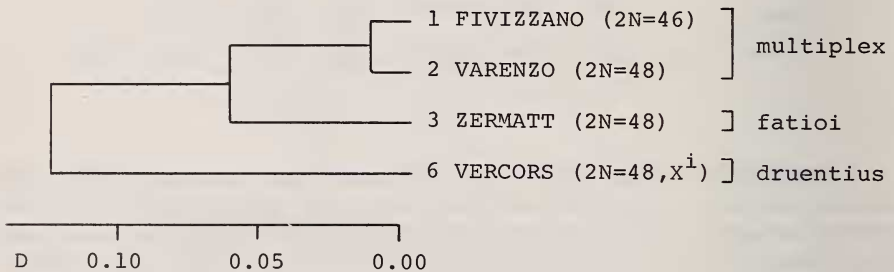


FIG. 2.

Microtus multiplex: dendrogramme dérivé du tableau 4 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).

Le coefficient de corrélation cophénétique vaut 0,84.

1.3. *Chionomys nivalis*

Ch. nivalis occupe les parties élevées des principaux massifs montagneux des domaines médio-européen, méditerranéen et pontique. Il y fréquente essentiellement les milieux ouverts et rocailleux (éboulis) caractérisés par un faible recouvrement végétal. En raison de son inféodation à un milieu de type alpin, *Ch. nivalis* présente une répartition remarquablement discontinue, les populations des différents massifs constituant des isolats géographiques. On le trouve cependant exceptionnellement dans plusieurs stations de basse altitude, en France méridionale (voir MEYLAN & GRAF 1973); il s'agit vraisemblablement de populations relictées. On sait en effet que l'espèce a occupé, lors de la glaciation würmienne, la majeure partie de l'Europe, y compris les régions basses (TERZEA 1972), et que la fragmentation de son aire de répartition coïncide avec le réchauffement postglaciaire (Chaline, *in litt.*).

Plus de 20 sous-espèces ont été décrites (CORBET 1978), correspondant généralement à des isolats géographiques. Nous avons examiné dans ce travail des échantillons provenant de cinq groupes de populations isolés.

TABLEAU 5.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 14 populations de *Chionomys nivalis*.
Adh-1, *Adh-2* et *Lap* ont été examinés en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

Localité	1 Zer- matt	2 Fion- nay	3 Bourg St-P.	4 P. de- Nant	5 Jaman	6 Pral. la-V.	7 Cay- olle	8 Turi- ni	9 Gran Sasso	10 Chât- bourg	11 Mey- rueis	12 Font- Romeu	13 Sorpe	14 S. Ne- vada	
N. gé- nomes analysés	22	64	20	10	10	2	4	8	8	12	2	6	12	10	
Locus	Allèle														
Aat-1	90 47	1.00 —	1.00 —	0.95 0.05	0.50 0.50	0.90 0.10	0.50 0.50	— 1.00	— 1.00	— 1.00	— 1.00	— 1.00	— 1.00	— 1.00	— 1.00
Ck-1	100 96	1.00 —	0.98 0.02	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	0.63 0.37	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	
Idh-1	100 56	0.77 0.23	0.81 0.19	0.55 0.45	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	
Lap	110 100 92	— 1.00 —	0.02 0.98 —	0.05 0.95 —	— 1.00 —	— 1.00 —	— 1.00 —	0.25 — 0.75	0.12 0.50 0.38	0.75 — 0.25	— 1.00 —	— 1.00 —	— 1.00 —	0.42 0.58 —	= *
6-Pgd	80 60	0.91 0.09	0.98 0.02	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	1.00 —	
Pgm-1	117 111 100	— 0.09 0.91	— 0.02 0.98	— 0.05 0.95	— — 1.00	— 0.10 0.90	— — 1.00	— — 1.00	— — 1.00	— — 1.00	— — 1.00	— — 1.00	0.50 — 0.50	0.83 — 0.17	= *
Hétérozy- gotie		0.032	0.021	0.037	0.025	0.018	(.045)	(.023)	0.031	0.044	0.000	(.000)	(.027)	0.038	(.000)

* Note: Les loci suivants n'ont pas été étudiés dans la population 14: Lap, Pgm-1, Adh-1, -2, Pgi, Tf.

1.3.1. Polymorphisme biochimique

Les variations de 22 loci ont été analysées dans 13 populations; 6 loci se sont révélés polymorphes (tableau 5). Un échantillon supplémentaire (Sierra Nevada) a été examiné pour les variations de 15 loci.

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 2,7% (0,0%-4,4%), ce qui est inférieur aux valeurs trouvées dans les deux espèces précédemment traitées. L'échantillon de Châteaubourg (10) est monomorphe pour tous les loci étudiés.

1.3.2. Variations géographiques

Les fréquences alléliques observées dans les différentes populations sont données dans le tableau 5.

Le locus *Aat-1* sépare très nettement un groupe alpin (*Aat-1*⁹⁰ fixé ou majoritaire) d'un groupe méridional (*Aat-1*⁴⁷ apparemment fixé). Les populations des Préalpes vaudoises et des Alpes de Savoie constituent une zone de transition (Fig. 3).

Idh-1 est polymorphe dans les trois populations des Alpes valaisannes, et monomorphe dans les autres échantillons étudiés.

Pgm-1 est polymorphe dans les populations des Alpes et des Pyrénées. Ces deux zones de polymorphisme sont cependant caractérisées par des allèles différents: *Pgm-1*¹¹¹ pour les Alpes et *Pgm-1*¹¹⁷ pour les Pyrénées (tableau 5).

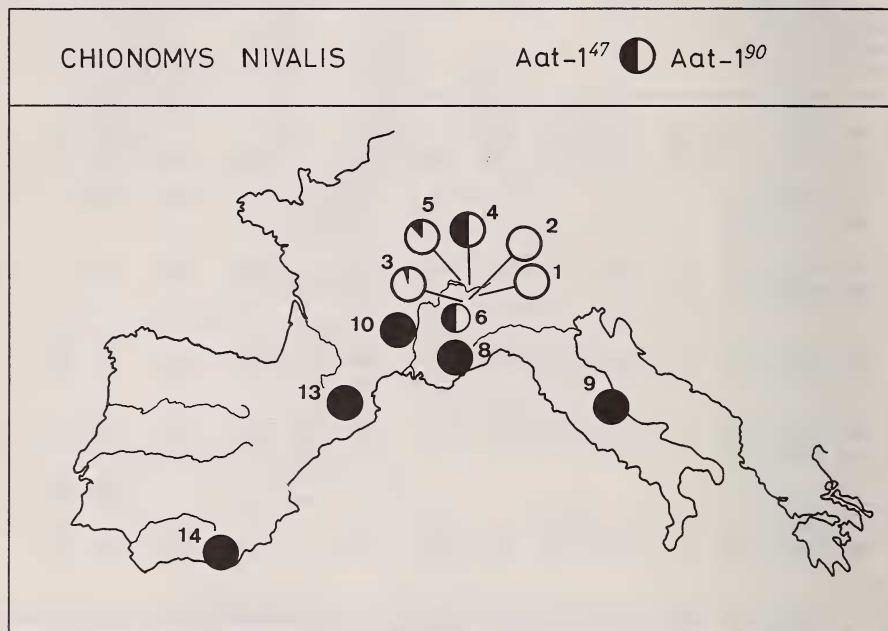


FIG. 3.

Répartition géographique des allèles Aat-1⁴⁷ et Aat-1⁹⁰.

La numérotation des localités correspond à celle du tableau 5.

A l'exception de l'échantillon 6, qui indique la présence des deux allèles, seules les populations représentées par 4 individus au moins ont été prises en considération.

Ck-1 est polymorphe dans la population du Gran Sasso, et pratiquement monomorphe dans les autres échantillons.

Lap est largement polymorphe dans les Alpes maritimes (7,8) et dans la population du Gran Sasso (9), ainsi que dans une localité des Pyrénées (13).

La localisation des cas de polymorphisme dans certaines populations ou groupes de populations reflète bien le caractère discontinu de l'aire de répartition de *Ch. nivalis*, ainsi que l'absence d'échanges génétiques entre les différents isolats. Les massifs montagneux constituent des « îles », et les populations qu'ils abritent sont apparemment engagées dans la première phase d'un processus de diversification. Plusieurs cas de polymorphisme (*Idh-1*, 6-*Pgd*, *Pgm-1*) sont vraisemblablement apparus postérieurement à l'isolement des différents groupes.

TABLEAU 6.

Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 13 populations de Chionomys nivalis.

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.

La population 14, qui n'a été étudiée que pour 15 loci, n'est pas incluse dans ce tableau.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1. Zermatt												
2. Fionnay	0.00											
3. Bourg-St-Pierre	0.00	0.00										
4. Pont-de-Nant	0.01	0.01	0.02									
5. C. de Jaman	0.00	0.00	0.01	0.01								
6. Pralognan-la-V.	(0.00)	(0.00)	(0.01)	(0.00)	(0.00)							
7. C. de la Cayolle	(0.09)	(0.09)	(0.09)	(0.05)	(0.07)	(0.04)						
8. C. de Turini	0.06	0.06	0.06	0.02	0.05	(0.01)	(0.00)					
9. Gran Sasso	0.10	0.09	0.09	0.05	0.08	(0.04)	(0.01)	0.02				
10. Châteaubourg	0.05	0.05	0.05	0.01	0.04	(0.00)	(0.04)	0.01	0.04			
11. Meyrueis	(0.05)	(0.05)	(0.05)	(0.01)	(0.04)	(0.00)	(0.04)	(0.01)	(0.04)	(0.00)		
12. Font Romeu	(0.06)	(0.06)	(0.06)	(0.02)	(0.05)	(0.01)	(0.05)	(0.02)	(0.05)	(0.01)	(0.01)	
13. Sorpe	0.09	0.09	0.09	0.05	0.08	(0.04)	(0.05)	0.04	0.05	0.04	(0.04)	(0.01)

1.3.3. Analyse quantitative taxonomie et zoogéographie

La distance génétique entre les populations étudiées varie de 0,00 à 0,10 (tableau 6). Un dendrogramme (Fig. 4) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

Les populations des Alpes valaisannes (1, 2 et 3) forment un groupe très homogène, auquel il faut rattacher les deux échantillons des Préalpes vaudoises (4 et 5). Ces cinq populations appartiennent à la sous-espèce *nivalis* (Miller, 1912). Elles se différencient relativement bien du groupe méridional ($D = 0,063$), qui comprend les sous-espèces *leucurus* (8), *lebrunii* (10) et *aquitanius* (13), ainsi que la « forme » du Gran Sasso (9).

Comme nous l'avons déjà mentionné, la fragmentation de l'aire de répartition de *Ch. nivalis* résulte vraisemblablement du réchauffement postglaciaire. Les populations méridionales peuvent donc être considérées comme des populations relictées témoignant de l'ancienne extension de cette espèce dans tout le sud de l'Europe. Les rares populations de basse altitude trouvées dans la vallée du Rhône, le Var et le Languedoc présentent le même caractère résiduel, formant vraisemblablement des isolats de petite taille confinés dans des biotopes rocaillieux ouverts.

Dans toute la partie centrale de l'arc alpin, en revanche, *Ch. nivalis* est relativement abondant au-dessus de 1500 m; les populations alpines semblent former un groupe cohérent et numériquement important. Génétiquement, ce groupe se différencie des populations méridionales (Fig. 4). En particulier, les variations du locus Aat-1 (Fig. 3) séparent très nettement les deux formes. De plus, la répartition géographique des allèles Aat-1⁴⁷ et Aat-1⁹⁰ suggère un contact secondaire entre deux groupes préalablement

isolés et différenciés, conduisant à la formation d'une zone d'hybridation au niveau des Préalpes vaudoises et des Alpes de Savoie. Ce phénomène peut être expliqué par l'hypothèse suivante :

A la fin du Würm, la partie ouest de l'arc alpin a été colonisée par des populations d'origine méridionale et occidentale, caractérisées par l'allèle Aat-1⁴⁷, alors que les Alpes centrales étaient occupées par des populations autochtones (refuges glaciaires) ou par des immigrants d'origine orientale, portant l'allèle Aat-1⁹⁰. Les deux groupes sont entrés en contact sur leurs fronts nord-est et sud-ouest.

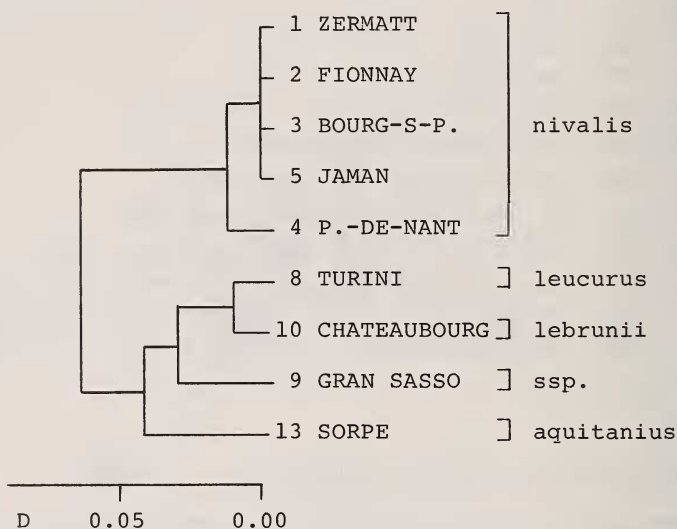


FIG. 4.

Chionomys nivalis : dendrogramme dérivé du tableau 6 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétique est de 0,80.

Une étude des variations biochimiques dans les populations d'Europe orientale permettrait de préciser cette hypothèse.

En conclusion, la valeur moyenne de D est de 0,006 pour les comparaisons à l'intérieur de la sous-espèce *nivalis* et de 0,043 entre les sous-espèces. L'isolement géographique des populations s'accompagne généralement d'une divergence génétique mesurable.

1.4. *Arvicola terrestris*

Cette espèce comprend deux formes écologiques bien distinctes, l'une aquatique, de grande taille, et l'autre fouisseuse, généralement plus petite. La première a une répartition euro-sibérienne, alors que la seconde est limitée au centre et à l'ouest de l'Europe, où elle occupe plus particulièrement les massifs montagneux et les régions avoisinantes.

TABLEAU 7.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 7 populations d'*Arvicola terrestris*. *Mod-1* a été examiné en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

Locus	Localité	1	2	3	4	5	6	7
	N. génomes analysés	Mikkeli	Podersdorf	Scout	Nyon	Pralognan la-Vanoise	Gudo	Opi
Allèle		2	2	18	16	8	12	8
Ck-2	192	—	—	—	—	—	0.08	—
	100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.92	1.00
α Gpd	80	—	—	—	—	—	—	0.37
	65	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.63
Mdh-1	100	1.00	1.00	1.00	1.00	0.25	1.00	1.00
	69	—	—	—	—	0.75	—	—
Mod-1	92	= *	1.00	1.00	1.00	—	—	—
	85	—	—	—	—	1.00	0.17	1.00
	73	—	—	—	—	—	0.83	—
6-Pgd	118	0.50	—	—	—	—	—	—
	100	0.50	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Pgi	62	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—	—
	33	—	—	—	—	—	1.00	1.00
Sdh	-87	1.00	—	—	—	—	—	—
	-84	—	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
Tf	97	1.00	0.50	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	91	—	0.50	—	—	—	—	—
Hétérozygotie		(0.050)	(0.050)	0.000	0.000	0.021	0.023	0.027

* Note: Le locus Mod-1 n'a pas été étudié dans l'échantillon 1.

La forme fousseuse fréquente essentiellement les milieux ouverts caractérisés par un sol riche et profond, et ne se trouve pas dans les forêts denses (MOREL 1979). Ces exigences écologiques peuvent expliquer sa répartition liée aux régions montagneuses, qui daterait du Postglaciaire.

Actuellement, on tend à ranger les formes fousseuses dans deux sous-espèces, *scherman* (du Massif Central aux Carpates) et *monticola* (Pyrénées), alors que les formes aquatiques européennes constituent cinq sous-espèces: *terrestris*, *amphibius*, *italicus*, *musignani* et *illyricus*.

Dans ce travail, nous nous sommes attachés à comparer des populations du nord des Alpes (*scherman*) aux formes aquatiques de la Péninsule italienne (*italicus* et *musignani*). Ces deux groupes présentent en effet un intérêt particulier en raison de leur isolement géographique et de leur interstérilité partielle (MOREL 1979).

1.4.1. *Polymorphisme biochimique*

Les variations de 20 loci ont été analysées dans 7 populations; 8 loci se sont révélés polymorphes (tableau 7).

Le taux moyen d'hétérozygotie est de 1,4% (0,0%-2,7%), ce qui est nettement inférieur aux valeurs trouvées pour les autres espèces. Les échantillons de Sceut et de Nyon sont monomorphes pour tous les loci examinés.

1.4.2. *Variations géographiques*

Parmi les 8 loci polymorphes, quatre (Mdh-1, Mod, α Gpd, Pgi) montrent des variations relativement importantes, qui peuvent être caractérisées de la manière suivante:

1. Deux loci présentent des variations très localisées: *Mdh-1* est polymorphe dans la population 5 (Alpes de Savoie), α *Gpd* dans la population 7 (Abruzzes).

2. Aux deux autres loci (Mod et Pgi), nous avons trouvé des allèles différents fixés dans certains échantillons. Ainsi, les variations de *Pgi* séparent nettement les populations du sud des Alpes de celles situées au nord de l'arc alpin. Aucun hétérozygote n'a été trouvé. Les allèles de *Mod* présentent une répartition un peu différente, rapprochant la population de Savoie des populations situées au sud des Alpes.

1.4.3. *Analyse quantitative, taxonomie et zoogéographie*

La distance génétique entre les populations étudiées varie de 0,00 à 0,12 (tableau 8). Un dendrogramme (Fig. 5) résume les relations de similitude génétique à l'intérieur de notre échantillon.

1. Une première dichotomie ($D = 0,11$) divise l'échantillon en deux groupes, situés géographiquement de part et d'autre de l'arc alpin et représentant les sous-espèces *scherman* (3, 4 et 5) pour le nord, *italicus* (6) et *musignani* (7) pour le sud. Cette division concorde avec la répartition des allèles de *Pgi*, qui suggère une absence d'échanges génétiques entre les deux groupes. Elle coïncide d'ailleurs avec un isolement géographique très probable (MOREL 1979): la sous-espèce *scherman* est limitée au versant nord de l'arc alpin, alors qu'*italicus*, qui occupe la péninsule italienne (avec *musignani*) ne s'élève pas au-dessus de 500 m dans les vallées du versant sud des Alpes. MOREL (1979) a pu

TABLEAU 8.

Distances génétiques (calculées selon NEI 1978) entre 6 populations d'Arvicola terrestris.

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif. L'échantillon 1 (Mikkeli), qui n'a pas été examiné pour Mod-1, n'est pas inclus dans ce tableau.

	2	3	4	5	6	7
2. Podersdorf						
3. Sceut	(0.00)					
4. Nyon	(0.00)	0.00				
5. Pralognan-la-V.	(0.08)	0.08	0.08			
6. Gudo	(0.11)	0.11	0.11	0.12		
7. Opi	(0.12)	0.11	0.11	0.09	0.04	

hybrider, en élevage, des représentants des deux sous-espèces *scherman* et *italicus*. La fécondité des couples hétérogènes était cependant inférieure à celle des couples formés d'individus de la même sous-espèce. De plus, la majorité des mâles hybrides (7 sur 8) présentaient une spermatogenèse incomplète, et la plupart des couples formés à partir d'hybrides de première génération (y compris les essais de croisement de retour) se révélaient stériles.

Les sous-espèces *scherman* et *italicus* peuvent donc être considérées comme représentatives d'un stade intermédiaire du processus de spéciation. Leur divergence génétique est relativement importante, et leur isolement reproductif est presque total.

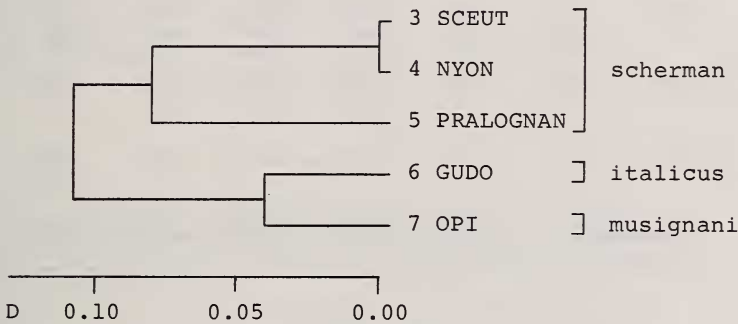


FIG. 5.

Arvicola terrestris : dendrogramme dérivé du tableau 8 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques). Le coefficient de corrélation cophénétrique vaut 0,94.

2. Le groupe *scherman* (pop. 3, 4 et 5) est lui-même assez hétérogène, les populations suisses (Plateau et Jura) étant séparées de celle des Alpes de Savoie par une distance génétique relativement élevée ($D = 0,08$). Ces trois populations appartiennent à la forme fousseuse d'*A. terrestris*, dont la répartition est liée aux régions montagneuses et à leur voisinage (MOREL 1979). Les exigences écologiques de ce rongeur souterrain (prairies à sol riche et profond) déterminent une répartition « en taches », qui peuvent être plus ou moins isolées lorsqu'elles sont situées en altitude ou dans des zones boisées (MEYLAN *et al.* 1971; MOREL 1979). Ce phénomène devait d'ailleurs être plus accentué avant l'extension de la steppe cultivée. En outre, MOREL (1979) a mis en évidence, dans deux populations dont il a suivi l'évolution durant plusieurs années, des fluctuations numériques très importantes; ainsi, dans une population jurassienne isolée, l'effectif passait d'un maximum de 600 individus à un minimum d'environ 10 individus. Il est évident qu'une telle situation est particulièrement favorable à l'action de la dérive génétique, qui pourrait expliquer l'hétérozygotie réduite et la divergence importante de certaines populations.

3. Les deux populations (6 et 7) représentant la forme aquatique du sud des Alpes sont relativement bien différenciées l'une de l'autre ($D = 0,04$). Elles appartiennent à deux sous-espèces morphologiquement très semblables: *italicus* et *musingnani*, qui occupent respectivement le nord et le centre de l'Italie (MILLER 1912).

TABLEAU 9.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans 5 populations de Microtus agrestis.

Les valeurs de H placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif (échantillons de moins de 4 individus).

Locus	Localité	1	2	3	4	5
	N. génomes analysés	Chevilly	Oulens	Vufflens	Sion	Font-Romeu
Allèle		14	12	10	6	6
Aat-1	76	0.43	0.92	0.30	0.50	0.33
	62	0.57	0.08	0.70	0.50	0.67
Ldh-1	100	1.00	0.92	0.70	0.67	1.00
	97	—	0.08	0.30	0.33	—
6-Pgd	100	1.00	1.00	1.00	1.00	0.83
	65	—	—	—	—	0.17
Hétérozygotie		0.028	0.017	0.049	(0.059)	(0.046)

1.5. Autres espèces

1.5.1. *Microtus agrestis*

M. agrestis est une espèce relativement ubiquiste, qui fréquente les forêts aussi bien que les prairies humides, les berges des cours d'eau et les pelouses d'altitude. Sa répartition peut être considérée comme « continue », au moins dans la région étudiée.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans 5 populations (tableau 9). Le taux moyen d'hétérozygotie est de 3,2%. La distance génétique entre les différentes populations varie de 0,00 à 0,02 (tableau 10). Ces valeurs très réduites reflètent l'homogénéité de notre échantillon.

1.5.2. *Microtus mariae*

M. mariae est une espèce de milieux ouverts (steppe méditerranéenne et pelouses), qui occupe le nord-ouest de l'Espagne, ainsi que le nord et le centre du Portugal (WINKING 1976). Les variations de 23 loci ont été analysées dans deux populations (tableau 11). Le taux moyen d'hétérozygotie est de 9,3%. La distance génétique entre les deux populations est de 0,01.

1.5.3. *Arvicola sapidus*

A. sapidus est une espèce aquatique, qui fréquente les berges des cours d'eau et les prés marécageux. Elle occupe la Péninsule ibérique et la majeure partie de la France.

Les variations de 19 loci ont été analysées dans deux populations. L'échantillon de Goudargues s'est révélé monomorphe pour tous les loci étudiés, alors que deux loci étaient polymorphes dans l'échantillon de Candelario (tableau 12). La distance génétique est estimée à 0,02.

TABLEAU 10.

*Distances génétiques (calculées selon NEI 1978)
entre 5 populations de Microtus agrestis.*

Les valeurs placées entre parenthèses ne sont données qu'à titre indicatif.

	1	2	3	4	5
1. Chevilly					
2. Oulens	0.01				
3. Vufflens	0.00	0.02			
4. Sion	(0.00)	(0.01)	(0.00)		
5. Font-Romeu	(0.00)	(0.02)	(0.00)	(0.00)	

TABLEAU 11.

*Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans deux
populations de Microtus mariae. Adh-1, Adh-2, G-6-pd et Mod-1
ont été examinés en plus des 19 loci étudiés chez toutes les espèces.*

Locus	Localité N. génomes analysés Allèle	1	2
		Candelario 16	Piedrahita 12
Aat-1	100	0.12	0.08
	81	0.88	0.92
Adh-1	-100	1.00	0.92
	-79	—	0.08
Ak	90	0.69	0.83
	78	0.31	0.17
Idh-1	80	0.94	0.92
	65	—	0.08
	56	0.06	—
Mdh-1	115	0.12	—
	100	0.88	1.00
Mod-1	114	0.06	—
	90	0.94	1.00
Pgm-1	100	0.19	0.58
	83	0.81	0.42
Sdh	-145	0.25	—
	-100	0.75	1.00
Hétérozygotie		0.106	0.081

TABLEAU 12.

Fréquences alléliques et hétérozygotie moyenne dans deux populations d'*Arvicola sapidus*.

Locus	Localité N. génomes analysés Allèle	1	2
		Goudargues 8	Candelario 4
Pgi	31	—	0.50
	-2	1.00	0.50
Pgm-1	83	1.00	0.50
	63	—	0.50
Hétérozygotie		0.000	(0.070)

1.6. Synthèse

1.6.1. Variabilité génétique

Chez les Mammifères, la moyenne des taux d'hétérozygotie connus est de 3,6% (NEVO 1978a). Cette valeur peut cependant varier de façon importante d'une espèce à l'autre et d'une population à l'autre, le domaine de variation étant compris entre 0% et 10% pour les espèces, et pouvant atteindre 17% (PATTON & YANG 1977) dans certaines populations.

Dans notre exemple, le taux d'hétérozygotie enregistré dans les différentes populations varie de 0% à 11%. Les taux moyens, dans les 6 espèces représentées par deux échantillons au moins, sont donnés dans le tableau 13. La moyenne générale pour ces 6 espèces est de $0,043 \pm 0,025$ (écart-type). Nos résultats sont donc proches des valeurs généralement observées chez les Mammifères.

NEVO (1978a) a mis en évidence, chez les Vertébrés en particulier, une relation entre le taux d'hétérozygotie et certains paramètres écologiques caractérisant les espèces et les populations. Ainsi, les espèces largement répandues et occupant des habitats variés montrent un taux d'hétérozygotie plus élevé que les espèces endémiques ou écologiquement spécialisées. De même, les populations continentales sont plus variables génétiquement que les populations insulaires. Si nous essayons d'appliquer cette règle à nos résultats, nous nous heurtons au problème de l'insuffisance des connaissances sur la niche écologique des espèces étudiées: nous ne disposons pas d'une mesure « objective » du degré de spécialisation de chaque espèce. On peut cependant relever que les populations occupant une aire restreinte et isolée montrent un degré d'hétérozygotie réduit (*M. multiplex*, Zermatt; *Ch. nivalis*, Châteaubourg). Ce phénomène a été observé par plusieurs auteurs (SELANDER *et al.* 1971; AVISE *et al.* 1974); il peut s'expliquer, au moins partiellement, par l'action de la dérive génétique.

1.6.2. Variations intraspécifiques et zoogéographiques

Généralement, la distance génétique entre deux populations conspécifiques est inférieure à 0,1, la distance entre deux espèces étant supérieure à 0,3. La frange grossièrement comprise entre ces deux valeurs caractérise, selon AYALA (1975), les stades

TABLEAU 13.

Moyennes arithmétiques, par espèce, des taux d'hétérozygotie calculés pour chaque population, selon la formule de NEI (1978).

Espèce	Hétérozygotie (\bar{H})
<i>Microtus arvalis</i> (6 populations)	0.046
<i>Microtus agrestis</i> (3 populations)	0.032
<i>Microtus multiplex</i> (4 populations)	0.048
<i>Microtus mariae</i> (2 populations)	0.093
<i>Chionomys nivalis</i> (9 populations)	0.027
<i>Arvicola terrestris</i> (5 populations)	0.014

intermédiaires du processus de spéciation, assimilés aux catégories de sous-espèce et de semi-espèce.

Dans les espèces que nous avons étudiées, la distance génétique entre populations est toujours comprise entre 0,0 et 0,2. Les valeurs les plus élevées (supérieures à 0,05) résultent des comparaisons entre sous-espèces et entre populations géographiquement isolées; cette situation se traduit généralement par la fixation d'allèles différents par certains loci (Sdh chez *M. multiplex*; Aat-1 chez *Ch. nivalis*; Pgi chez *A. terrestris*) ou par l'endémisme de certains allèles (Idh-1⁵⁶ et Pgm-1¹¹⁷ chez *Ch. nivalis*, par exemple).

La mise en évidence de l'isolement géographique de populations terrestres se fonde sur les données récoltées sur le terrain (piégeages, analyse de pelotes de réjection de rapace), ainsi que sur les connaissances « qualitatives » des exigences écologiques de l'espèce en question. Si cette méthode permet de montrer des discontinuités dans la distribution d'une espèce, elle ne permet toutefois pas d'exclure la possibilité de migrations entre certains « isolats » présumés. A fortiori, les hypothèses relatives à l'isolement des populations au cours de la dernière glaciation et de la période post-glaciaire doivent être formulées avec prudence. Dans le cas des Arvicolidae, on peut cependant admettre que les capacités de déplacement individuel sont relativement limitées et qu'une discontinuité de l'ordre de 20 à 50 km doit réduire le taux de migration à une valeur bien inférieure au seuil (un individu par génération, selon KIMURA & OHTA 1971) qui permet de maintenir la cohésion du pool génétique.

Parmi les espèces étudiées, trois (*M. arvalis*, *Ch. nivalis* et *A. terrestris*) fréquentent essentiellement ou exclusivement les milieux ouverts. Cette tendance était déjà marquée au Pléistocène supérieur: dans les gisements würmiens et post-würmiens, ces espèces sont toujours liées à des associations steppiques (TERZEA 1972; CHALINE 1977). Au cours du Postglaciaire, lorsque la forêt a recouvert l'Europe, ces formes ont dû trouver refuge dans les massifs montagneux, formant des isolats dans les parties non boisées. Ce morcellement post-würmien est encore parfaitement visible dans la répartition actuelle de *Ch. nivalis*, espèce liée aux pentes rocheuses et aux éboulis à faible recouvrement végétal (LE LOUARN & JANEAU 1975), et l'isolement géographique des groupes de populations occupant les Alpes, les Abruzzes et les Pyrénées s'accompagne d'une différenciation génétique appréciable.

La répartition des deux autres espèces, en revanche, s'est vraisemblablement modifiée à la suite de l'extension de la steppe cultivée (CHALINE 1977; SPITZ 1977). Si A.

TABLEAU 14.

Liste des électromorphes détectés à chacun des 19 loci, dans les 24 espèces étudiées.

Les électromorphes sont désignés par leur mobilité relative dans un des systèmes-tampon suivants:

- I. Tris-citrate (AYALA *et al.* 1972).
- II. Tris-borate-EDTA (AYALA *et al.* 1972).
- III. Tris-borate-EDTA (système recommandé pour G-6-PD par BREWER 1970).
- IV. Phosphate (SELANDER *et al.* 1971).
- V. Phosphate-citrate (SELANDER *et al.* 1971).
- VI. Poulfik (SELANDER *et al.* 1971).
- VII. Hydroxyde de lithium (SELANDER *et al.* 1971).

Dans le cas de Pgi, certains électromorphes présentant une mobilité semblable dans le système VI ont pu être séparés en utilisant le système V. Ils sont différenciés, dans le tableau, par l'adjonction d'une lettre.

Lorsqu'une espèce s'avère polymorphe à un certain locus, les mobilités correspondant aux allèles minoritaires (dans notre échantillon) sont indiquées entre parenthèses. Lorsque deux allèles ont été trouvés avec une fréquence identique (0,5), les deux valeurs qui les désignent figurent dans la même case, sans parenthèses.

Espèce	Locus		Système-tampon													Tf VII			
	Aat-1 II	Aat-2 II	Ak I	Ck-1 II	Ck-2 II	α Gpd I	Idh-1 I	Idh-2 I	Ipo-1 VI	Ipo-2 VI	Ldh-1 I	Ldh-2 I	Mdh-1 I	Mdh-2 I	6-Pgd III		Pgi VI	Pgm-1 VI	Sdh V
1. <i>C. glareolus</i>	65	-100	75	100	100	-86	80	-65	50	27	100	100	74	-100	100	65	100	-75	97
2. <i>C. rufocanus</i>	80	-100	90	96	100	-54	76	-20	100	27	100	100	74	-100	100	39	100	-75	82
3. <i>D. torquatus</i>	49 (70)	-100	90	100	100	-70	80	-20	100	27	100	100	100	-100	100	72 (102)	79	-50	108
4. <i>L. lemmus</i>	44	-24	90	100	100	-54	80	-65	100	27	95	100	100	-100	100	-40	100	-126	53 (65)

5. <i>S. cooperi</i>	53	-100	90	100	60	-54	80	-65	131	27	95	100	100	100	100	100	100	100	34	100	-126	90
6. <i>Ph. longicaudus</i>	88	-100	90	100	100	-26	80	-65	94	27	100	100	100	100	-123	100	38	83	83	100	-115	116
7. <i>A. sapidus</i>	86	-90	90	100	100	-50	74	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	-2	(31)	83	100	-84	90
8. <i>A. terrestris</i>	87	-100	90	100	100	-80	74	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	62a	83	83	100	-84	100
9. <i>M. agrestis</i>	62 76	-100	90	100	100	-73	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	35	100	100	100	-100	93
10. <i>M. arvalis</i>	70 (62)	-100	100	100	100	-73	80 (104)	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	65	62b (92)	100	100	100	-100	80
11. <i>M. californicus</i>	70 (86)	-100	90	100	100	-100	80 (94)	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	100	100	100	100	-100	98
12. <i>M. guentheri</i>	72	-100	90	100	24	-73	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	97	100	100	100	-100	90
13. <i>M. longicaudus</i>	70	-100	90	100	100	-100	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	90	100	100	100	-105	90
14. <i>M. montanus</i>	70	-100	90	100	100	-100	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	62c	100	100	100	-100	87
15. <i>M. oeconomus</i>	70	-100	90	100	100	-100	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	69a	100	100	100	-131	97
16. <i>M. townsendi</i>	70	-100	90	100	100	-100	92 (80)	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	62d	100	100	100	-100	85
17. <i>M. ochrogaster</i>	70	-100	90	100	100	-100	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	69b	100	100	100	-100	78
18. <i>M. duodecimcostatus</i>	83 (100)	-100	90	100	100	-73	80	-65	50	-100	97	100	100	100	-100	100	62b	100	100	100	-100	81
19. <i>M. mariae</i>	83 (100)	-100	90	100	100	-73	80 (64)	-65	50	-100	97	100	100	100	-100	100	62b	83	100	100	-100	81
20. <i>M. multiplex</i>	83 (100)	-100	90	100	100	-41	80 (56)	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	24	100	100	100	-21	81
21. <i>M. pinetorum</i>	70	-100	90	100	100	-100	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	100	100	100	100	-100	84
22. <i>M. savii</i>	83	-100	90	100	100	-78	80	-65	50	-100	100	100	100	100	-100	100	17	100	100	100	-100	90
23. <i>M. subterraneus</i>	100	-100	90	100	100	-73	80	-100	50	-100	100	100	100	100	-100	100	29	100	100	100	-100	90
24. <i>Ch. nivalis</i>	83 47	-100	90	100	100	-85	100 (56)	-65	50	27	100	100	100	100	-100	100	100	100	100	100	-92	100

terrestris scherman est encore partiellement lié aux régions montagneuses (MOREL 1979), *M. arvalis* a colonisé toutes les plaines cultivées de la zone médio-européenne, où sa répartition peut être considérée comme continue. Toutefois, il est possible que la différenciation génétique et morphologique observée dans certaines populations marginales (Alpes, Espagne) témoigne encore d'un isolement postglaciaire.

Une autre cause d'isolement a dû jouer, et joue encore, un rôle important dans la séparation de certaines populations: il s'agit de la barrière formée par l'arc alpin. Cette barrière a été particulièrement efficace pendant le Würm, lors de l'extension maximale du glacier alpin. Actuellement encore, elle divise partiellement l'aire de répartition d'*Arvicola terrestris* et de *Microtus multiplex*. Les populations ainsi isolées montrent un degré de différenciation génétique relativement important (0,06-0,18).

2. VARIATIONS INTERSPÉCIFIQUES

Le degré de différenciation génétique entre des populations appartenant à 24 espèces (8 genres) d'Arvicolidae a été estimé sur la base de l'étude comparative de 19 loci. La liste des électromorphes détectés à chacun des 19 loci est donnée dans le tableau 14, et les distances génétiques figurent dans le tableau 15. Les relations de similitude génétique entre les différentes populations sont représentées graphiquement sous la forme d'un dendrogramme (Fig. 6).

2.1. Variations intragénériques

2.1.1. *Microtus*

Nous avons suivi la classification de GROMOV & POLIAKOV (1977), qui incluent dans ce genre les *Pitymys*, et qui en excluent les *Chionomys*, dont ils font un genre séparé.

Le genre *Microtus* comprend environ 60 espèces, qui fréquentent généralement les milieux ouverts (steppe, prairie, etc.) et présentent un habitus plus ou moins modifié dans le sens d'une adaptation à la vie fouisseuse. Ces espèces sont souvent très semblables morphologiquement; dans plusieurs cas, seule la cytotaxonomie a permis d'établir le statut spécifique de formes douteuses. Certaines de ces formes, comme *subterraneus* et *multiplex* (MEYLAN 1972) ou *duodecimcostatus* et *mariae* (WINKING 1976), s'hybrident facilement en captivité. D'autres s'hybrident même localement dans leur milieu naturel (*multiplex* et *liechtensteini*, selon STORCH & WINKING 1977); ce dernier cas semble cependant être exceptionnel. Enfin, certaines espèces proches peuvent être groupées en super-espèces: les *Microtus* eurasiatiques du groupe *arvalis* (MALYGIN & ORLOV 1974), par exemple, ainsi que les *Microtus* « arvaloïdes » américains (CHALINE & MEIN 1979). La distance génétique entre les 15 espèces étudiées varie de 0,02 à 0,53, avec une moyenne de $0,263 \pm 0,008$ (erreur standard). Le genre se révèle relativement homogène (Fig. 6). La division en sous-genres n'apparaît pas de façon rigoureuse. En revanche, un groupement géographique se dessine assez clairement: les espèces américaines (*longicaudus*, *townsendi*, *ochrogaster*, *montanus*, *californicus* et *pinetorum*) forment un groupe très homogène, indépendamment de leur appartenance à des sous-genres différents. De même, les *Pitymys* européens sont relativement bien groupés, tout en étant proches de certains *Microtus* paléarctiques.

Il nous paraît illusoire de vouloir tirer de ce dendrogramme une information plus détaillée sur les relations entre espèces du genre *Microtus*. En effet, la plupart des espèces comparées sont représentées par un seul échantillon; l'estimation de *D* doit donc être affectée d'une erreur due aux variations intraspécifiques. Or, pour de petites valeurs de *D*,

l'erreur *relative* due à l'échantillonnage peut être élevée (NEI 1978). Méthodologiquement parlant, nous ne pouvons comparer que des populations allospécifiques, et non des espèces.

2.1.2. *Arvicola*

La systématique des *Arvicola* a été longtemps un sujet de controverse. MILLER (1912) reconnaissait 7 espèces, HINTON (1926) en admettait quatre, alors qu'ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) n'en retenaient qu'une seule. Actuellement, on reconnaît deux espèces *A. sapidus* et *A. terrestris*, qui sont bien différenciées par leur morphologie et leurs formules chromosomiques (GROMOV & POLIAKOV, 1977). Les autres « espèces » de Miller, dont *scherman*, *italicus* et *musignani*, sont considérées comme des sous-espèces d'*A. terrestris*.

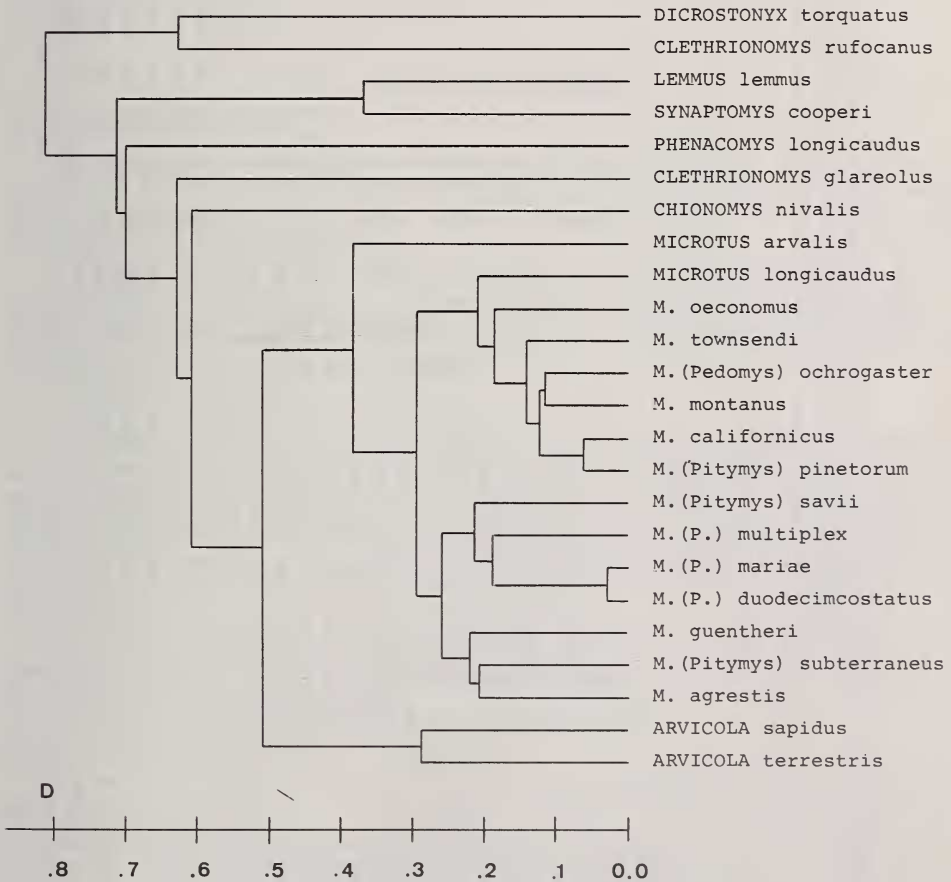


FIG. 6.

Dendrogramme dérivé du tableau 15 selon la méthode UPGMA (moyennes arithmétiques).
 Le coefficient de corrélation cophénétique est de 0,92.

TABLEAU 15.

Distances génétiques, calculées selon la formule de NEI (1978) entre les échantillons de populations représentant 24 espèces de la famille des Arvicolidae. Cette matrice est fondée sur l'analyse des variations de 19 loci.

Les chiffres qui suivent le nom de certaines espèces désignent les populations choisies pour représenter les espèces en question (v. tableaux 2 à 12).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
1. <i>C. glareolus</i>																								
2. <i>C. rufocanus</i>	0.64																							
3. <i>D. torquatus</i>	0.73	0.63																						
4. <i>L. lemnius</i>	0.73	0.73	0.62																					
5. <i>S. cooperi</i>	0.75	0.86	0.73	0.37																				
6. <i>Ph. longicaudus</i>	0.75	1.00	0.63	0.73	0.75																			
7. <i>A. sapidus</i>	0.86	1.15	0.85	0.85	0.86	0.75																		
8. <i>A. terrestris</i> (3, 8)	0.74	0.99	0.73	0.84	0.86	0.63	0.29																	
9. <i>M. agrestis</i> (1)	0.53	0.85	0.61	0.61	0.63	0.63	0.53	0.44																
10. <i>M. arvalis</i> (2, 4)	0.70	1.25	0.91	0.84	0.94	0.94	0.73	0.68	0.34															
11. <i>M. californicus</i>	0.55	0.88	0.62	0.63	0.64	0.64	0.53	0.45	0.19	0.30														
12. <i>M. guentheri</i>	0.66	0.95	0.70	0.75	0.56	0.76	0.56	0.55	0.23	0.45	0.28													
13. <i>M. longicaudus</i>	0.58	0.93	0.65	0.58	0.55	0.68	0.45	0.47	0.26	0.34	0.21	0.30												
14. <i>M. montanus</i>	0.55	0.87	0.62	0.63	0.65	0.65	0.55	0.46	0.22	0.35	0.13	0.31	0.21											
15. <i>M. oeconomus</i>	0.46	0.86	0.62	0.63	0.64	0.55	0.45	0.29	0.42	0.19	0.39	0.21	0.17											
16. <i>M. townsendi</i>	0.60	0.85	0.67	0.68	0.70	0.70	0.53	0.44	0.25	0.39	0.16	0.35	0.24	0.14	0.20									
17. <i>M. ochrogaster</i>	0.55	0.86	0.62	0.63	0.64	0.64	0.55	0.45	0.22	0.36	0.13	0.31	0.20	0.11	0.17	0.14								
18. <i>M. duodecimcostatus</i>	0.66	1.04	0.72	0.64	0.66	0.69	0.59	0.49	0.22	0.34	0.26	0.31	0.30	0.30	0.38	0.34	0.30							
19. <i>M. mariae</i> (1, 2)	0.61	1.00	0.67	0.68	0.69	0.62	0.51	0.42	0.21	0.33	0.26	0.31	0.31	0.30	0.37	0.33	0.30	0.03						
20. <i>M. multiplex</i> (2)	0.53	0.85	0.62	0.61	0.63	0.63	0.53	0.44	0.24	0.45	0.24	0.33	0.30	0.26	0.29	0.29	0.25	0.21	0.18					
21. <i>M. pinetorum</i>	0.54	0.86	0.61	0.62	0.62	0.63	0.52	0.44	0.21	0.35	0.06	0.29	0.19	0.10	0.16	0.13	0.10	0.29	0.29	0.24				
22. <i>M. savii</i>	0.62	0.98	0.66	0.66	0.66	0.57	0.62	0.43	0.42	0.26	0.48	0.26	0.28	0.28	0.35	0.31	0.28	0.22	0.21	0.22	0.25			
23. <i>M. subterraneus</i>	0.63	0.85	0.61	0.72	0.63	0.73	0.53	0.52	0.21	0.42	0.25	0.21	0.27	0.29	0.36	0.32	0.29	0.25	0.25	0.27	0.27	0.22		
24. <i>Ch. nivalis</i> (2, 9, 13)	0.67	0.87	0.74	0.77	0.78	0.75	0.75	0.54	0.56	0.73	0.45	0.69	0.61	0.57	0.58	0.56	0.58	0.65	0.65	0.56	0.47	0.61	0.66	

La distance génétique entre les deux espèces *sapidus* et *terrestris* est de 0,29, alors que la distance séparant les sous-espèces *scherman*, *italicus* et *musignani* varie entre 0,06 et 0,12 (voir le chapitre 1). Nos résultats sont donc en accord avec la systématique actuelle du genre.

2.1.3. *Clethrionomys*

Ce genre holarctique compte 8 espèces actuelles. Les deux espèces étudiées représentent, selon HINTON (1926), deux types morphologiques extrêmes: *C. glareolus* apparaît comme une espèce peu spécialisée, montrant de nombreux caractères primitifs, alors que *C. rufocanus* est une forme hautement spécialisée, qui a été parfois placée dans un sous-genre particulier (*Craseomys*).

La distance génétique entre les représentants de ces deux espèces est relativement élevée ($D = 0,64$), en comparaison des valeurs trouvées dans les genres *Microtus* et *Arvicola*. Dans le dendrogramme (Fig. 6), les deux espèces ne forment pas un groupe. Il y a donc, dans ce cas, une certaine contradiction entre la classification fondée sur la biochimie et la systématique morphologique.

2.2. Variations intergénériques

2.2.1. Tribu des *Microtini*

Sur le plan morphologique, les trois genres *Microtus*, *Arvicola* et *Chionomys* présentent une parenté évidente (CORBET 1978). *Phenacomys* se différencie par contre très bien de ce groupe par ses caractères archaïques, et GROMOV & POLIAKOV (1977, page 64) lui assignent une position isolée.

La valeur moyenne de D à l'intérieur de la tribu est de $0,640 \pm 0,034$ (erreur standard). Dans le dendrogramme (Fig. 6), les quatre genres forment des unités bien distinctes, *Phenacomys* occupant la position la plus isolée. Cette « classification » concorde avec la conception de GROMOV & POLIAKOV (1977).

2.2.2. Tribu des *Lemmini*

Les genres *Lemmus* et *Synaptomys* illustrent deux types morphologiques très différents: le premier (type « lemming ») montre une adaptation extrême à la vie fouisseuse et aux conditions boréales (corps ramassé, fourrure épaisse, extrémités réduites, crâne massif), alors que le second, moins spécialisé, se caractérise par un habitus de campagnol du type « *Clethrionomys* ». Les représentants des deux genres montrent par contre une morphologie dentaire très similaire et originale. GROMOV & POLIAKOV (1977) relèvent le caractère isolé et monophylétique de cette tribu.

La distance génétique entre les échantillons représentant les genres *Lemmus* et *Synaptomys* est de 0,37. Dans le dendrogramme, ces deux genres forment un groupe isolé, en accord avec la systématique.

2.2.3. Comparaisons entre genres et entre tribus

En plus des *Microtini* et des *Lemmini*, nous avons examiné des représentants de deux genres appartenant à deux tribus différentes: les *Dicrostonychini* et les *Clethrionomyini*. La première tribu comprend un seul genre, *Dicrostonyx*, qui se caractérise par un habitus de type lemminien extrêmement spécialisé, et n'est représenté que dans la zone boréale. Les *Dicrostonyx* se distinguent cependant des « vrais » lemmings (*Lemmini*) par une morphologie dentaire totalement différente. La tribu des *Clethrionomyini* est représentée dans notre échantillon par le genre *Clethrionomys*, composé d'espèces forestières et boréales qui se caractérisent par la persistance de certains traits archaïques.

La distance génétique moyenne (intergénérique) à l'intérieur des tribus (Lemmini et Microtini) est de $0,601 \pm 0,048$ (e.s.). Elle est de $0,751 \pm 0,017$ entre genres appartenant à des tribus différentes. D'une manière générale, la classification fondée sur les relations de similitude génétique a reproduit le groupement des espèces en genres et en tribus selon les conceptions de GROMOV & POLIAKOV (1977). Si l'on excepte le cas des *Clethrionomys*, nos résultats sont en bon accord avec la systématique des Arvicolidae, au moins au niveau de la hiérarchie des différentes catégories.

3. TAXONOMIE

Les valeurs moyennes de D trouvées pour chaque niveau taxonomique, chez les Arvicolidae, sont données dans le tableau 16.

TABLEAU 16.

*Distances génétiques moyennes (avec erreur standard)
entre des taxons à différents niveaux de divergence évolutive,
dans la famille des Arvicolidae.*

Niveau taxonomique	\bar{D} (\pm E.S.)
Populations locales	0.013 ± 0.006
Sous-espèces	0.064 ± 0.011
Formes chromosomiques	0.088 ± 0.030
Espèces	0.267 ± 0.009
Genres	0.601 ± 0.048
Tribus	0.751 ± 0.017

3.1. Différenciation génétique entre populations locales

La distance génétique entre populations d'une même sous-espèce est généralement inférieure à 0,1 (AYALA 1975). Le plus souvent, elle est même inférieure à 0,05 (tableau 17).

Dans notre échantillon de quatre espèces (*M. arvalis*, *M. multiplex*, *Ch. nivalis* et *A. terrestris*), la valeur moyenne de D est de 0,013 (0,00-0,08) pour les comparaisons à l'intérieur des sous-espèces. Ce chiffre est très proche des valeurs trouvées dans d'autres groupes systématiques (tableau 17). Il traduit un niveau de différenciation génétique extrêmement réduit, qui peut s'expliquer par le flux génique entretenu par les migrations entre les différentes populations, selon le modèle développé par MARUYAMA (1970, cité par KIMURA & OHTA 1971). A cet égard, on peut relever que les comparaisons entre populations insulaires, caractérisées par une interruption du flux génique, révèlent généralement une différenciation génétique plus importante (SCHMITT 1978).

3.2. Différenciation génétique entre sous-espèces

3.2.1. Sous-espèces morphologiques

AYALA (1975), s'appuyant sur les résultats de plusieurs auteurs, a montré que la distance génétique séparant deux sous-espèces était généralement comprise entre 0,10

TABLEAU 17.

*Distances génétiques caractérisant différents niveaux taxonomiques,
dans plusieurs groupes systématiques.*

	\bar{D} (étendue)	Référence
POPULATIONS LOCALES		
Groupe <i>Drosophila willistoni</i>	0.031 (.01-.09)	AYALA <i>et al.</i> (1974)
<i>Drosophila mojavensis</i>	0.001	ZOUROS (1974)
<i>Lepomis</i> (Poissons)	0.024 (.00-.06)	AVISE & SMITH (1977)
<i>Taricha</i> (Amphibiens)	0.017	HEDGECK & AYALA (1974)
Gr. <i>Peromyscus boylii</i>	0.030 (.01-.07)	ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978)
Arvicolidae (4 espèces)	0.013 (.00-.08)	présent travail
SOUS-ESPÈCES		
Groupe <i>Drosophila willistoni</i>	0.230 (.21-.25)	AYALA <i>et al.</i> (1974)
<i>Drosophila mojavensis</i>	0.130	ZOUROS (1974)
<i>Lepomis macrochirus</i> (Poissons)	0.171	AVISE & SMITH (1977)
<i>Taricha torosa</i> (Amphibiens)	0.181	HEDGECK & AYALA (1974)
Gr. <i>Peromyscus boylii</i>	0.052 (.04-.06)	ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978)
Arvicolidae (4 espèces)	0.064 (.01-.18)	présent travail
FORMES CHROMOSOMIQUES		
<i>Spalax ehrenbergi</i>	0.022 * (.00-.04)	NEVO & SHAW (1972)
<i>Thomomys talpoides</i>	0.078 (.00-.15)	NEVO <i>et al.</i> (1974)
<i>Microtus multiplex</i>	0.088 (.01-.18)	présent travail
SEMI-ESPÈCES		
Groupe <i>Drosophila willistoni</i>	0.226	AYALA <i>et al.</i> (1974)
<i>Mus musculus</i>	0.174 *	SELANDER <i>et al.</i> (1969)
<i>Peromyscus leucopus-gossypinus</i>	0.178	ZIMMERMAN <i>et al.</i> (1978)
ESPÈCES JUMELLES		
Groupe <i>Drosophila willistoni</i>	0.581 (.22-1.27)	AYALA <i>et al.</i> (1974)
Gr. <i>Peromyscus truei</i>	0.057 (.05-.06)	ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978)
ESPÈCES MORPHOLOGIQUEMENT DIFFÉRENCIÉES		
Groupe <i>Drosophila willistoni</i>	1.056 (.84-1.27)	AYALA <i>et al.</i> (1974)
<i>Lepomis</i> (Poissons)	0.609	AVISE & SMITH (1977)
<i>Taricha</i> (Amphibiens)	0.296	HEDGECK & AYALA (1974)
<i>Anolis</i> (Reptiles)	0.404	YANG <i>et al.</i> (1974)
Icteridae (Oiseaux)	0.227 (.01-.45)	SMITH & ZIMMERMAN (1976)
Groupe <i>Peromyscus boylii</i>	0.323 (.15-.40)	ZIMMERMANN <i>et al.</i> (1978)
Arvicolidae (3 genres)	0.267 (.03-.64)	présent travail

* Coefficients de Nei calculés par AYALA (1975) d'après les données originales.

et 0,25. D'autres travaux, en particulier sur des Mammifères (PATTON *et al.* 1972; ZIMMERMAN *et al.* 1978), ont révélé un degré de différenciation génétique (entre sous-espèces) souvent bien inférieur à l'intervalle 0,10-0,25.

Dans notre échantillon de quatre espèces, la distance génétique moyenne séparant les sous-espèces est de 0,064. Cette valeur est supérieure à celle qui résulte des comparaisons entre populations locales ($D = 0,013$), mais elle est faible en regard des exemples donnés par AYALA (1975). Cette différence peut s'expliquer par le caractère mal défini et relativement arbitraire de la catégorie de sous-espèce: « No nonarbitrary criterion is available to define the category subspecies. Nor is the subspecies a unit of evolution, except when it happens to coincide with a geographical or other genetic isolate ». (MAYR 1969, p. 41).

Les exemples choisis par AYALA *et al.* (1974) dans le groupe *Drosophila willistoni* sont de toute évidence des cas limite: il s'agit de groupes de populations allopatriques dont les représentants, hybridés en laboratoire, produisent une *F1* partiellement stérile. Ces sous-espèces peuvent donc être considérées, sur une base biologique, comme des « espèces naissantes » (« incipient species »). Les sous-espèces que nous avons étudiées, en revanche, ont été définies sur des bases purement morphologiques, voire typologiques. Elles correspondent à des groupes de populations allopatriques, parfois à des isolats géographiques, qui se distinguent de façon plus ou moins significative par des différences de coloration, de mensurations ou de morphologie crânienne ou dentaire.

Dans certains cas, toutefois, le niveau de différenciation entre des sous-espèces a été confirmé par une étude biologique. Ainsi, MOREL (1979) a mis en évidence une interstérilité partielle entre *Arvicola terrestris scherman* et *A. t. italicus*. Ces deux formes strictement allopatriques sont donc comparables aux « espèces naissantes » étudiées par AYALA *et al.* (1974). Elles montrent d'ailleurs un degré de différenciation génétique appréciable. Dans d'autres cas, les sous-espèces correspondent à de simples isolats géographiques limités à une aire très réduite (*M. multiplex fatioi*, par exemple), dont la différenciation résulte vraisemblablement de la dérive génétique.

La catégorie subspécifique définit donc un ensemble très hétérogène, dont la composition dépend partiellement de la subjectivité du systématicien. Il n'est par conséquent pas étonnant que le degré de différenciation génétique des sous-espèces varie beaucoup d'un cas à l'autre. Au contraire, il serait peu réaliste de vouloir assigner un D standard à une catégorie qui recouvre un processus continu de divergence évolutive. Dans notre exemple (Arvicolidae), la sous-espèce occupe bien une position intermédiaire entre la « population locale » et l'espèce (tableau 16). De plus, la distance génétique moyenne caractérisant les sous-espèces étudiées est très proche des valeurs moyennes trouvées chez d'autres Rongeurs, en particulier dans le genre *Peromyscus* (tableau 17), et qui sont généralement faibles en comparaison des exemples pris chez les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles et dans le genre *Drosophila* (AYALA 1975). Cette tendance générale concorde avec les observations de WILSON *et al.* (1974a), qui montrent que, chez les Mammifères, le rapport de la différenciation morphologique à la différenciation « génétique » (protéines) est plus élevé que dans d'autres groupes systématiques.

3.2.2. Formes chromosomiques

Les formes chromosomiques allopatriques peuvent être considérées comme relevant de la catégorie subspécifique, dans la mesure où leur isolement reproductif n'est pas démontré. En fait, la plupart des exemples ayant fait l'objet d'une analyse génétique (NEVO & SHAW 1972; NEVO *et al.* 1974) représentent des cas limite, le processus de spéciation étant pratiquement achevé (hybrides rares, localisés dans des zones de contact étroites). D'une manière générale, la distance génétique entre de telles formes n'est pas

supérieure aux valeurs caractérisant les comparaisons entre populations ou entre sous-espèces (tableau 17).

Dans le cas de *M. multiplex*, la distance génétique entre les trois types chromosomiques étudiés ($2N=48$; $2N=48$, X avec inversion péricentrique; $2N=46$) varie de 0,01 à 0,18, avec une moyenne de 0,088. Ce résultat est comparable aux valeurs trouvées dans les genres *Thomomys* et *Spalax* (tableau 17). Le degré de différenciation observé chez ces espèces suggère une indépendance entre les mécanismes de divergence au niveau chromosomique et au niveau des gènes de structure. AYALA (1975) a décrit un aspect de ce phénomène sous le terme de « spéciation saltatoire »: alors que des remaniements chromosomiques (fusions, translocations) peuvent conduire très rapidement à l'isolement génétique d'une population, sous forme d'incompatibilité de reproduction, la différenciation du génome résulte d'un processus continu (anagenèse) et dépend du temps écoulé depuis l'isolement effectif (géographique ou sexuel) des populations. Il semble que la spéciation elle-même ne nécessite pas une réorganisation majeure du génome.

3.3. Différenciation génétique entre espèces d'un même genre

Parmi toutes les catégories taxonomiques, l'espèce occupe une position unique par le fait qu'elle peut être définie sur la base d'un critère objectif: l'isolement reproductif (MAYR 1969). Cette règle admet évidemment des exceptions (formes parthénogénétiques) et des cas limite; elle est néanmoins applicable dans la plupart des cas.

La distance génétique entre deux espèces est généralement supérieure à 0,2 (AYALA 1975). Dans notre échantillon, elle varie de 0,03 à 0,64, avec une moyenne de 0,267. Cette valeur est assez semblable à celle trouvée chez d'autres Rongeurs, et en particulier dans le groupe *Peromyscus boylii* (ZIMMERMAN *et al.* 1978). Elle est en revanche très faible en comparaison de la valeur caractérisant les espèces morphologiquement différenciées du groupe *Drosophila willistoni*, alors qu'elle est très proche de la distance moyenne entre les sous-espèces de ce même groupe (tableau 17).

Cette divergence n'est pas en soi contradictoire avec la théorie de la spéciation défendue par AYALA (1975). Il nous paraît toutefois intéressant d'en rechercher les causes. Dans cette perspective, la première question que l'on peut se poser est celle des critères utilisés pour l'attribution du statut spécifique ou sub-spécifique. Dans le groupe *Drosophila willistoni* (AYALA *et al.* 1974), les catégories de sous-espèce et de semi-espèce sont définies sur la base d'un isolement reproductif partiel mis en évidence en laboratoire. Or, chez les Rongeurs, une telle barrière permet pratiquement de conférer aux groupes qu'elle sépare un statut spécifique, au moins lorsque ces groupes peuvent être distingués par leur morphologie ou leur formule chromosomique. Ainsi, dans le genre *Microtus*, les espèces *subterraneus* et *multiplex* (MEYLAN 1972), *subterraneus* et *savii* (MEYLAN, comm. pers.) ainsi que *duodecimcostatus* et *mariae* (WINKING 1976) ont produit, en captivité, des hybrides tout à fait viables, mais partiellement stériles. Ces exemples pris dans les genres *Drosophila* et *Microtus* représentent donc des cas limite, dont le classement dans l'une ou l'autre des catégories d'espèce ou de semi-espèce relèvent d'un choix taxonomique subjectif. Il n'est par conséquent pas étonnant que les distances génétiques caractérisant les catégories subs spécifiques et spécifique présentent une zone de recouvrement correspondant aux cas intermédiaires de la spéciation (« incipient species »).

Cette ambiguïté taxonomique n'est cependant pas la seule cause de la divergence entre les valeurs trouvées dans les différentes classes examinées. Il ressort clairement des travaux d'AYALA *et al.* (1974), de CARSON *et al.* (1975) et de NEVO (1978b) que la phase du processus de spéciation qui consiste en l'acquisition de l'isolement reproductif n'im-

plique pas une augmentation substantielle de la différenciation génétique. En fait, il apparaît que la divergence mesurée au niveau moléculaire résulte d'un processus continu et relativement régulier (anagenèse), alors que la spéciation peut se réaliser « rapidement » selon des modalités diverses (réarrangements chromosomiques, isolement éthologique ou physiologique). D'une manière plus générale, on constate que la différenciation biochimique, la divergence morphologique et l'isolement reproductif sont des phénomènes relativement indépendants. Il est donc compréhensible que la distance génétique entre espèces varie beaucoup d'un cas à l'autre. Cette valeur dépend d'une part de la stratégie évolutive propre au groupe systématique en question et d'autre part du temps écoulé depuis l'isolement des espèces étudiées (AYALA 1975; NEVO 1978b).

Le genre *Microtus* a une origine récente, qui remonte à un million d'années environ. Il a subi pendant cette période une diversification écologique, morphologique et chromosomique particulièrement rapide (CHALINE 1974). Le genre *Drosophila*, en revanche, est caractérisé par une grande stabilité morphologique, son évolution procédant apparemment par adaptation physiologique (DOBZHANSKY 1956). Ceci peut expliquer que le rapport de la différenciation biochimique à la différenciation morphologique soit plus élevé dans le second cas que dans le premier.

3.4. Différenciation génétique entre genres et entre tribus

Le genre et la tribu, comme toutes les catégories supérieures à l'espèce, ne peuvent pas être définis sur la base d'un critère objectif et universel. En pratique, un genre correspond à un groupe monophylétique d'espèces séparé des autres groupes de même rang par une discontinuité marquée (MAYR, 1969). Mais il n'existe pas de « caractère générique »: le critère de décision taxonomique dépend des particularités de la famille ou de la classe en question, et peut varier beaucoup d'un cas à l'autre. De même, la tribu correspond à un groupement relativement arbitraire de genres présentant entre eux des affinités marquées.

Le genre est souvent considéré comme représentant la limite supérieure d'application de la méthode d'électrophorèse (AVISE, 1974). Ainsi, les données relatives à des comparaisons intergénériques sont assez rares. La distance génétique entre genres d'une même famille a été estimée chez des Poissons et des Amphibiens (AVISE & SMITH 1977; HEDGE-COCK & AYALA 1974): elle est généralement supérieure à 1. Chez les Arvicolidae, la distance moyenne entre genres ($\bar{D} \simeq 0,60$) est nettement supérieure à la distance entre espèces congénériques (tableau 16). De même, la distance entre tribus ($\bar{D} \simeq 0,75$) est plus élevée que la distance entre genres. Il y a donc, à l'intérieur de la famille, une certaine corrélation entre la différenciation biochimique et la divergence morphologique. Il faut cependant relever que la valeur de D caractérisant les comparaisons entre genres d'Arvicolidae est très proche de la distance moyenne observée entre espèces jumelles du groupe *Drosophila willistoni*. Ce décalage montre à nouveau que le rapport entre distance génétique et différenciation morphologique peut présenter des variations importantes suivant la classe considérée. A ce propos, on peut signaler la distance génétique relativement faible ($D = 0,62$) observée entre l'homme et le chimpanzé, qui appartiennent pourtant à deux familles différentes (KING & WILSON 1975).

3.5. Synthèse

La distribution des distances génétiques chez les arvicolidae et dans d'autres groupes systématiques (tableau 17) révèle certaines tendances générales, qui peuvent être résumées de la manière suivante:

1. A l'intérieur d'un groupe donné, il existe un parallélisme entre la différenciation génétique et la hiérarchie taxonomique. Dans la mesure où les niveaux taxonomiques correspondent à des degrés de divergence morphologique et phylogénétique, on peut en déduire que l'évolution divergente s'accompagne d'une augmentation graduelle de la distance génétique.

2. La catégorie spécifique ne peut pas être définie sur la base d'une distance génétique minimale. La spéciation semble bien s'accompagner d'une augmentation de la différenciation génétique, mais cette augmentation n'est pas une condition nécessaire. Elle résulte plutôt d'un phénomène anagénétique (AYALA 1975), qui peut précéder ou suivre l'acquisition de l'isolement reproductif. A première vue, ces résultats sont en contradiction avec la théorie de MAYR (1963), qui considère que le processus de spéciation implique une réorganisation majeure du génome, ou « révolution génétique ». Cependant, WILSON *et al.* (1974a et b) ont émis l'hypothèse que l'isolement reproductif pouvait être dû à des réarrangements chromosomiques et à des modifications de gènes régulateurs, alors que la « distance génétique » ne traduit que les mutations touchant les gènes de structure. La révolution génétique se produirait donc au niveau des gènes régulateurs et de l'organisation spatiale du génome, et ne serait pas détectée par les méthodes courantes de taxonomie biochimique. Cette hypothèse est particulièrement intéressante dans la mesure où elle permet d'expliquer le phénomène de « spéciation saltatoire » observé chez les Rongeurs (AYALA 1975), et qui s'accompagne presque toujours de réarrangements chromosomiques décelables.

3. A catégorie égale, les Arvicolidae présentent un degré de différenciation génétique qui se situe à la limite inférieure des valeurs trouvées dans d'autres groupes. Cette caractéristique correspond d'ailleurs à une tendance assez générale qui a été observée chez d'autres Mammifères ayant fait l'objet d'études semblables (AYALA 1975; ZIMMERMAN *et al.* 1978). On peut alors se demander si ce « décalage » recouvre une réalité biologique, ou s'il n'est qu'un artefact dû à l'absence de critères taxonomiques universels. Il est évident que les caractères permettant de classer deux drosophiles dans un même genre ne sont pas « comparables » aux traits qui différencient un campagnol d'un lemming. Cependant, CHERRY *et al.* (1978) ont montré que, indépendamment de la subjectivité taxonomique, certains Mammifères se caractérisent par une évolution morphologique particulièrement rapide, et que le rapport entre la différenciation morphologique et la différenciation biochimique peut être beaucoup plus élevé chez les Mammifères que dans d'autres groupes systématiques. L'évolution moléculaire, en revanche, apparaît comme un processus régulier, presque linéaire (FITCH 1976).

REMERCIEMENTS

Qu'il me soit permis de remercier ici tous ceux qui m'ont apporté leur aide lors de la réalisation de ce travail :

MM. Peter Vogel, Adolf Scholl et André Meylan, dont les conseils et les critiques m'ont été précieux.

M. Masatoshi Nei, qui m'a gracieusement envoyé une copie du programme d'ordinateur AHGD.

M^{lle} Camie Ivarsson, qui m'a assisté dans la capture des animaux.

MM. Jean-Pierre Airoidi, François Estoppey, Murray L. Johnson, Vincent van Laar, Frank F. Mallory, H. Mendelssohn, Erkki Pankakoski, Richard D. Sage, Luciano Santini et Nils C. Stenseth, qui m'ont envoyé un important matériel d'étude.

MM. Roland Gander et Oscar Schneider, dont l'aide technique m'a été très utile.

RÉSUMÉ

Le degré de différenciation génétique entre 60 populations, représentant 24 espèces (8 genres) de la famille des Arvicolidae, a été estimé sur la base d'une étude comparative de 19 à 25 loci (enzymes et protéines sériques). Le but de ce travail est double:

- évaluer le degré de différenciation génétique correspondant aux stades intermédiaires du processus de spéciation (sous-espèces, formes chromosomiques)
- étudier, d'une manière plus générale, la relation entre la hiérarchie des catégories taxonomiques et l'amplitude de la différenciation génétique.

1. Les variations intraspécifiques ont été étudiées chez quatre espèces: *Microtus arvalis*, *Microtus multiplex*, *Chionomys nivalis* et *Arvicola terrestris*. La distance génétique (calculée selon Nei) entre populations d'une même sous-espèce varie de 0.00 à 0.08, avec une moyenne de 0,013 alors que la distance entre sous-espèces se situe entre 0.01 et 0.18 (moyenne: 0.064). D'une manière générale, il apparaît que l'isolement géographique s'accompagne d'une augmentation de la différenciation génétique des populations.

2. A l'intérieur des genres *Microtus*, *Arvicola* et *Clethrionomys*, la distance génétique entre espèces varie de 0.03 à 0.64 ($\bar{D} = 0.267$). La distance moyenne entre genres d'une même tribu (Microtini et Lemmini) est de 0.601. Elle est de 0.751 pour les comparaisons entre tribus.

3. Les valeurs de D caractérisant les différentes catégories taxonomiques, chez les Arvicolidae, sont particulièrement faibles en comparaison des moyennes trouvées dans d'autres classes (Insectes, Poissons, Amphibiens). Elles sont par contre assez proches des valeurs trouvées chez d'autres Rongeurs (*Peromyscus*, *Thomomys*, *Spalax*). Il semble que les Arvicolidae soient caractérisés, comme d'autres Mammifères, par une évolution morphologique et chromosomique relativement rapide en comparaison de leur évolution moléculaire.

4. Un dendrogramme a été construit sur la base des distances génétiques entre les 24 espèces comparées. D'une manière générale, cette classification concorde avec les vues de la systématique classique. Certaines contradictions peuvent cependant être relevées.

BIBLIOGRAPHIE

- AVISE, J. C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- AVISE, J. C. et M. H. SMITH. 1977. Gene frequency comparisons between sunfish (Centrarchidae) populations at various stages of evolutionary divergence. *Syst. Zool.* 26: 319-335.
- AVISE, J. C., M. H. SMITH, R. K. SELANDER, T. E. LAWLOR et P. R. RAMSEY. 1974. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V. Insular and mainland species of the subgenus *Haplomylomys*. *Syst. Zool.* 23: 226-238.
- AYALA, F. J. 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.* 8: 1-78.
- AYALA, F. J., M. L. TRACEY, D. HEDGECOCK et R. C. RICHMOND. 1974. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*. *Evolution* 28: 576-592.
- BOWEN, B. S. et S. Y. YANG. 1978. Genetic control of enzyme polymorphisms in the California vole, *Microtus californicus*. *Biochem. Genet.* 16: 455-468.
- BREWER, G. J. 1970. An introduction to isozyme techniques. *Academic Press, New York*.
- BROSSET, A. et H. HEIM DE BALSAC. 1967. Les micromammifères du Vercors. *Mammalia* 31: 325-346.

- CARSON, H. L., W. E. JOHNSON, P. S. NAIR et F. M. SENE. 1975. Allozymic and chromosomal similarity in two *Drosophila* species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72: 4521-4525.
- CHALINE, J. 1974. Esquisse de l'évolution morphologique, biométrique et chromosomique du genre *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) dans le Pléistocène de l'hémisphère nord. *Bull. Soc. géol. Fr.* 16: 440-450.
- 1977. Les rongeurs et l'évolution des paysages et des climats au Pléistocène supérieur en France. In: Approche écologique de l'Homme fossile. *Suppl. au Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, vol. 47: 161-170.
- CHALINE, J. et P. MEIN. 1979. Les Rongeurs et l'évolution. *Doin, Paris*.
- CHERRY, L. M., S. M. CASE et A. C. WILSON. 1978. Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* 200: 209-211.
- CORBET, G. B. 1978. The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cornell University Press, London and Ithaca*.
- DOBZHANSKI, T. 1956. What is an adaptive trait? *Amer. Nat.* 90: 337-347.
- DOBZHANSKY, T., F. J. AYALA, G. L. STEBBINS et J. W. VALENTINE. 1977. *Evolution. Freeman, San Francisco*.
- ELLERMAN, J. R. et T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758-1946. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), London*.
- ENGEL, W., K. BENDER, S. KADIR, J. OP'T HOF et U. WOLF. 1970. Zur Genetik der 6-Phosphogluconatdehydrogenase (EC: 1.1.1.44) bei Säugern. *Humangenetik* 10: 151-157.
- FITCH, W. M. 1976. Molecular evolutionary clocks. In: *Molecular Evolution*, F. J. Ayala ed., pp. 160-178. *Sinauer, Sunderland, Mass.*
- GAINES, M. S. et C. J. KREBS. 1971. Genetic changes in fluctuating vole populations. *Evolution* 25: 702-723.
- GRAF, J. D. et A. MEYLAN. 1980. Polymorphisme chromosomique et biochimique chez *Pitymys multiplex* (Mammalia, Rodentia). *Z. Säugetierkunde* 45: 133-148.
- GROMOV, I. M. et I. A. POLIAKOV. 1977. Campagnols (Microtinae). *Faune d'U.R.S.S. Académie des Sciences de l'U.R.S.S. Institut de Zoologie, Leningrad, Moscou*. (En russe).
- HARRIS, H. 1975. The principles of human biochemical genetics. *North Holland, Amsterdam and Oxford*.
- HEDGECOCK, D. et F. J. AYALA. 1974. Evolutionary divergence in the genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia* 1974: 738-747.
- HINTON, M. A. C. 1926. Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct. Vol. 1. *British Museum (Nat. Hist.), London*.
- HUBBY, J. L. et L. H. THROCKMORTON. 1968. Protein differences in *Drosophila*. IV. A study of sibling species. *Amer. Nat.* 102: 193-205.
- KIMURA, M. et T. OHTA. 1971. Theoretical aspects of population genetics. *Princeton University Press, Princeton, N. J.*
- KING, M. C. et A. C. WILSON. 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. *Science* 188: 107-116.
- KRATOCHVIL, J. 1959. Le campagnol des champs, *Microtus arvalis*. *CSAV, Praha*. (En tchèque, avec résumé en allemand).
- LE LOUARN, H. et G. JANEAU. 1975. Répartition et biologie du campagnol des neiges *Microtus nivalis* Martins dans la région de Briançon. *Mammalia* 39: 589-604.
- LE LOUARN, H., F. SPITZ et G. GROLLEAU. 1970. Le campagnol des champs *Microtus arvalis* Pallas dans le Briançonnais. *Ann. Zool. Ecol. anim.* 2: 423-436.
- LEWONTIN, R. C. 1967. Population genetics. *Ann. Rev. Genet.* 1: 37-70.
- LEWONTIN, R. C. et J. L. HUBBY. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 595-609.
- MALYGIN, V. M. et V. N. ORLOV. 1974. Areas of 4 species of voles (superspecies *Microtus arvalis*) by karyological data. *Zool. Zh.* 53: 616-622. (En russe, avec résumé en anglais).
- MARUYAMA, T. 1970. Effective number of alleles in a subdivided population. *Theor. Pop. Biol.* 1: 273-306.

- MASTERS, C. J. et R. S. HOLMES. 1975. Hemoglobin, isoenzymes and tissue differentiation. *North Holland, Amsterdam and Oxford*.
- MATTHEY, R. 1957. Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia, Muridae). *Revue suisse Zool.* 64: 39-71.
- MAURER, F. W. 1967. Heritability of the plasma transferrin protein in three species of *Microtus*. *Nature* 215: 95-96.
- MAYR, E. 1963. Animal Species and Evolution. *Harvard University Press, Cambridge, Mass.*
— 1969. Principles of Systematic Zoology. *McGraw-Hill, New York*.
- MEYLAN, A. 1972. Caryotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). *Experientia* 28: 1507-1510.
- MEYLAN, A. et J. D. GRAF. 1973. Caryotype du campagnol des neiges, *Microtus nivalis* (Martins), en Europe occidentale (Mammalia, Rodentia). *Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat.* 71: 441-446.
- MEYLAN, A., J. MOREL et J. C. PRAZ. 1971. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Valais (Mammalia, Rodentia). *Bull. Murithienne* 88: 69-82.
- MILLER, G. S. 1912. Catalogue of the Mammals of Western Europe. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), London*.
- MOREL, J. 1979. Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Suisse: biologie et systématique (Mammalia, Rodentia). *Thèse de doctorat, Université de Lausanne*.
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- NEVO, E. 1978a. Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theor. Pop. Biol.* 13: 121-177.
— 1978b. Genetic differentiation during speciation. *Nature* 275: 125-126.
- NEVO, E. et C. R. SHAW. 1972. Genetic variation in a subterranean mammal *Spalax ehrenbergi*. *Biochem. Genet.* 7: 235-241.
- NEVO, E., Y. J. KIM, C. R. SHAW et C. S. THAELER. 1974. Genetic variation, selection and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. *Evolution* 28: 1-23.
- PATTON, J. L. et S. Y. YANG. 1977. Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. *Evolution* 31: 697-720.
- PATTON, J. L., R. K. SELANDER et M. H. SMITH. 1972. Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). *Syst. Zool.* 21: 263-275.
- ROGERS, J. S. 1973. Protein polymorphism, genic heterozygosity and divergence in the toads *Bufo cognatus* and *B. speciosus*. *Copeia* 1973: 322-330.
- SCHMITT, L. H. 1978. Genetic variation in isolated populations of the Australian bush-rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution* 32: 1-14.
- SELANDER, R. K., W. G. HUNT et S. Y. YANG. 1969. Protein polymorphism and genic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse. *Evolution* 23: 379-390.
- SELANDER, R. K., M. H. SMITH, S. Y. YANG, W. E. JOHNSON et J. B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI. Univ. Texas Publ.* 7103: 49-90.
- SMITH, J. K. et E. G. ZIMMERMAN. 1976. Biochemical genetics and evolution of North American blackbirds, family Icteridae. *Comp. Biochem. Physiol.* 53B: 319-324.
- SOKAL, R. R. et P. H. A. SNEATH. 1963. Principles of numerical taxonomy. *Freeman, San Francisco*.
- SPITZ, F. 1977. Le campagnol des champs (*Microtus arvalis* (Pallas)) en Europe. *Bull. OEPF* 7: 165-175.
- STORCH, G. et H. WINKING. 1977. Zur Systematik der *Pitymys multiplex*-*Pitymys liechtensteini*-Gruppe (Mammalia: Rodentia). *Z. Säugetierkunde* 42: 78-88.
- TERZEA, E. 1972. Remarques sur la morphologie dentaire et la répartition de *Microtus nivalis* Martins dans le Pléistocène de Roumanie. *Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitz »* 11: 271-298.
- WILSON, A. C., V. M. SARICH et L. M. MAXSON. 1974a. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 3028-3030.

- WILSON, A. C., L. R. MAXSON et V. M. SARICH. 1974b. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71: 2843-2847.
- WINKING, H. 1976. Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 14: 104-129.
- YANG, S. Y., M. SOULE et G. C. GORMAN. 1974. *Anolis* lizards of the eastern Caribbean: a case study in evolution. I. Genetic relationships, phylogeny, and colonization sequence of the *roquet* group. *Syst. Zool.* 23: 387-399.
- ZIMMERMAN, E. G., C. W. KILPATRICK et B. J. HART. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*, *Evolution* 32: 565-579.
- ZOUROS, E. 1974. Genic differentiation associated with the early stages of speciation in the *mulleri* subgroup of *Drosophila*. *Evolution* 27: 601-621.
-